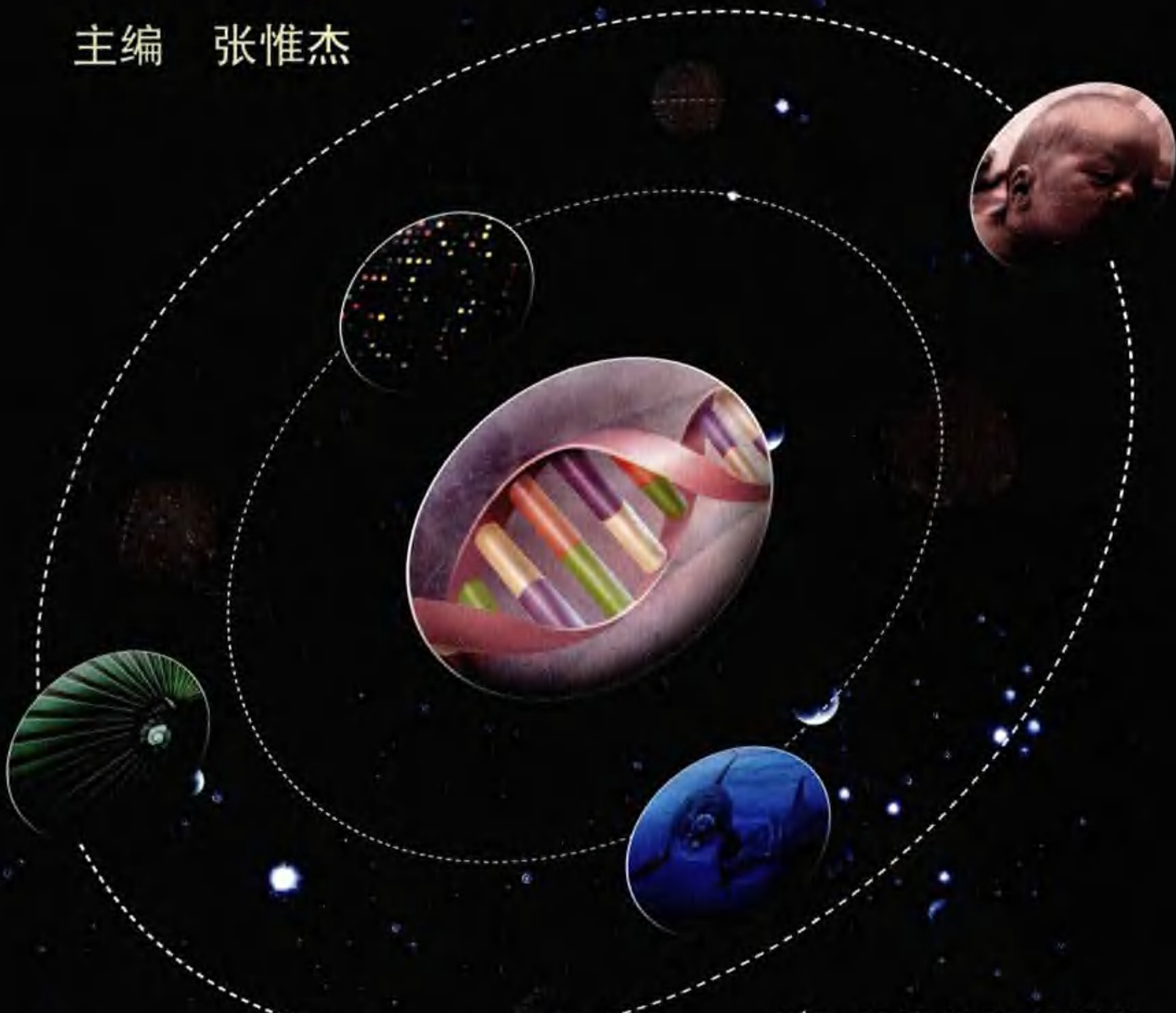
普通高等教育“十一五”国家级规划教材

An Introduction to Life Science

生命科学导论

（第2版）

主编　张惟杰



高等教育出版社
Higher Education Press

普通高等教育"十一五"国家级规划教材

An Introduction to Life Science

生命科学导论

（第2版）

主　编　张惟杰

高等教育出版社
Higher Education Press

内容提要

本书是普通高等教育“十一五”国家级规划教材，是1999年出版的《生命科学导论》（公共课）的第2版，供全国各类高校开设“生命科学导论”类公共课或通识课使用。教材一方面紧紧把握生命科学半个世纪来发展的主脉——从分子水平理解生命，向读者介绍生物体的分子组成和新陈代谢，生物遗传和生物信息转导的机制；另一方面，力求回归生命科学研究的初衷——理解生命，珍惜生命，探索生物技术的广泛应用，寻求生态环境的和谐发展。

本教材的编写力求简洁扼要，同时，把丰富的扩展资料编排于书后所附的光盘中，供有不同兴趣的读者选择阅读。

图书在版编目(CIP)数据

生命科学导论/张惟杰主编.—2版.—北京：高等教育出版社，2008.1
ISBN 978-7-04-020077-5

Ⅰ.生… Ⅱ.张… Ⅲ.生命科学-高等学校-教材
Ⅳ.Q1-0

中国版本图书馆CIP数据核字(2007)第188393号

策划编辑 吴雪梅 责任编辑 张晓晶 王莉 封面设计 张楠
责任绘图 郭力恒 赵晓媛 版式设计 张申申 责任印制 宋克学

出版发行 高等教育出版社
社　　址 北京市西城区德外大街4号
邮政编码 100011
总　　机 010-58581000
经　　销 蓝色畅想图书发行有限公司
印　　刷 北京凌奇印刷有限责任公司
购书热线 010-58581118
免费咨询 800-810-0598
网　　址 http://www.hep.edu.cn
　　　　 http://www.hep.com.cn
网上订购 http://www.landraco.com
　　　　 http://www.landraco.com.cn
畅想教育 http://www.widedu.com

开　　本 889×1194 1/16
印　　张 18
字　　数 420 000
版　　次 1999年9月第1版
　　　　 2008年1月第2版
印　　次 2008年1月第1次印刷
定　　价 39.50元（含光盘）

物料号 20077-00

编写人员

主　编　张惟杰

编著者　（按姓氏笔画排序）

王长海　王　炜　史　影　刘曼西　孙莉芹
张小云　张惟杰　李思孟　沈铭贤　陈国平
陈　欣　林志新　姜乃澄　柳向龙　唐建军
徐晋麟　梁培基　阎云君　黄仕勇　傅承新
韩　伟　路慧丽

第 2 版前言

呈现在读者面前的这本全彩图版《生命科学导论》教科书，其编写人员，很大部分是 1999 年出版的《生命科学导论》的人员；因此，在编写的大纲设计和内容体制上，许多地方也与前一本书接得上茬；在一定程度上，也许可以看做是前一本书的全彩图延续版本。

作为第 2 版的前言，我希望表述一下编著者们在编写指导思想上所发生的变化。在这将近十年的时间里，“生命科学导论”课程作为一门公共课或通识课，在全国各类高校逐渐推广。编者在不间断的教学过程中，不断思考并反复与同行交流一个很基本的问题——怎样认识和对待作为公共课 / 通识课的“生命科学导论”。一种看法渐渐地变得清晰起来，那就是，位于公共课 / 通识课序列中的“生命科学导论”课程，其主要功能应侧重于对大学生全面素质的培养。从而，这门课程的主要目标，是让大学生对生命科学在社会发展和社会生活中的地位和意义有较为全面的把握，培育关爱生命、关爱自然的素质，增强运用生命科学服务于社会发展的意识和潜力。带着对课程目标的这样的理解，在这本全彩图版教科书的筹划中，一方面，延续前一本教科书里对生命科学近 50 年来迅猛发展过程的分析，突出从分子水平认识生命、理解生命的主干线索；另一方面，更为重视生命科学与社会发展的联系，更为着力于生命科学的学习对大学生全面素质潜移默化的影响。

这本全彩图版教科书比起前一版书来，有两个重要的变化。其一，适当压缩介绍生命过程分子机制的篇幅，而在生命科学的宏观方面——生态及生物多样性保护、环境对生命世界的影响，以及生物技术的运用与推动社会发展等方面，都适当加重笔墨。与此相应的是，本书又邀请了一批在各领域学有专长的青年学者加盟撰写，例如，陈欣（生态及生物多样性方面），王长海、孙莉芹（海洋生物工程方面），陈国平（生物传感器方面），柳向龙（微生物发酵方面），韩伟、路慧丽（干细胞有关内容），黄仕勇、梁培基（膜片钳有关内容）等等。其二，书后附光盘。利用光盘可容纳巨大信息量的特点，在光盘中扩展了与纸质教科书内容相关的大量补充材料，以备在某一领域、某个专题上有独特兴趣的读者，可以分别获得自己所需要的更多资讯。值得一提的是，深圳大学张小云教授的大作《动物与建筑》，内容生动丰富而又富于想象，带有不同学科交叉甚至自然学科与人文学科叠合的意味，饶有趣味又颇具启迪。征得张小云教授同意，全文吸纳于光盘中，供有兴趣的作者查阅。这样一来，全书的信息量增大了，生命科学与生物技术一些最新发展容纳进去了，而纸质版本的页数反而比前一本书更为压缩了。类似的做法早已有先例，只是希望，在本书中的运用能

够得到读者的认可。

本书绪论由华中理工大学李思孟编写；第一章、第二章、第三章、第五章第四节、第六章第一节和第八章第一节由张惟杰编写；第二章中的“热点浅说：膜片钳”内容由上海交通大学黄仕勇、梁培基编写；第三章中有关“干细胞研究的进展和应用”的内容及其光盘中资料由上海交通大学韩伟、路慧丽编写；第四章由华中理工大学刘曼西编写；第五章第一节和第二节由上海交通大学徐晋麟编写；第五章第三节、第八章第二节和第三节由浙江大学史影编写；第六章第二节由浙江大学傅承新编写；第六章第三节由浙江大学姜乃澄编写；第六章第四节由上海交通大学王炜编写；第六章第五节由浙江大学陈欣、唐建军编写；第七章由浙江大学唐建军、陈欣编写；第八章第四节由复旦大学陈国平编写；第八章第五节由华中理工大学阎云君编写；第八章第六节由烟台大学王长海、孙莉芹编写；第八章第七节由上海交通大学柳向龙编写；第九章由上海社会科学院沈铭贤和上海交通大学林志新编写。

一本教科书的生命力在于，有越来越多的教师和学生使用它、爱护它、培植它。我们衷心希望得到使用这本教科书的老师和同学们所提出的宝贵意见和建议。可以写信，通过高等教育出版社转达；也可以直接发 E-mail 给编者：yrszhang@yahoo.com.cn。

张惟杰　谨识

2007 年 9 月 21 日

第 1 版前言

——进入工科专业课程表的“生命科学导论”

“生命科学导论”正在进入通常被认为与生命科学毫无关系的工科各专业的课程表。这个现象就像一滴水，折射出教育思想的深刻变化。

长期以来，与生物有关的农、医、工一些专业，包括农学、畜牧兽医、农产品加工、医学、药学、发酵和食品等专业，在它们的基础课程中，列入几门必不可少的生物类课程，如生物化学、微生物学、植物生物学、生理学等，目标很明确，是为培养专业人才服务。因此，发酵专业，不含有植物学方面的课程，农学专业学生不会去学人体知识，像造船、能源、机械制造、计算机这些明显地与生物“根本不相关”的工科专业就更不用说，没有人会觉得有必要安排生物类课程。这种情况能够一直延续下来，源于一个根本的指导思想，即课程安排明确地服务于培养专业人才，着眼于培养一个个分得很细的门类的专家。增添各自专业方向的新专门化课程还来不及，唯恐赶不上本门专业技术的日新月异的发展，哪有学时来安排毫不相干的“生命科学导论”这样的课程呢？

近年来，情况在悄悄地发生着变化，“生命科学导论”在工科等非生物类专业的课程表上出现，虽说不像计算机课程那样来得大张旗鼓，声势不凡，倒也渐渐形成风气。预计一二年内，还会有更多院校开设面向工科等各个专业的“生命科学导论”类课程，这种发展趋势，是有它的内在原因的。

一方面，生物技术的发展，使人们对生命科学刮目相看。本来，绚丽多彩的生命世界就强烈地吸引着青少年的好奇心；对生命奥秘的探索，对人体自身的思考，又常常激发起学生的科学兴趣。但是，应试教育带来的模拟考试和练习题的汪洋大海，把孩子们自发的好奇心和科学兴趣淹没了。现在，生命科学在社会经济和发展中所显示的重要作用，使进入大学的学生们在更高层次上意识到了生命科学对今后的生活和工作的重要性，希望在大学阶段更多地增添一些对生命科学的了解。

另一方面，教育改革的深化，使人们的教育思想的根本点——培养什么样的人发生了变化，工科专业不能再仅仅是“工程师的摇篮”。知识经济社会需要的大学毕业生，应该是在具有一定的专业训练的基础上，具有更为全面的知识结构，具有更为积极的应付挑战的能力和更高的整体素质的青年人。因此，人们开始重新考虑课程体系的设置和教学内容的安排。

“生命科学导论”课程进入工科等非生物类专业的课程体系中的“基础板块”中，

所带来的好处很多。从消极角度来看，至少，将来的大学毕业生不致成为“生物盲”，就像不应是“计算机盲”一样。无论是“机盲”还是“生物盲”，都会影响和限制青年人以后的发展。从积极角度来看，这将有利于涌现一批推动生命科学和生物技术向各个专业渗透，在边缘学科领域发展的年轻人。学能源的了解生物大分子，将有利于打开生物能源的大门；学材料的了解生物大分子，将有利于开拓生物材料的领地；学计算机的了解核酸、蛋白质和脑神经，将更便于设计生物芯片和智能计算机；学造船、建筑、机械等专业的学生，增加对生命科学，尤其是人体自身的了解，将有利于发展仿生学设计思路，体现以人为本的设计思想。

21 世纪将是生命科学的世纪。这意味着，在 21 世纪将会有更多各行各业、各个学科领域杰出的人才，参加到与生命科学交叉的边缘领域的研究与开发中来，因而普及生命科学方面的知识势在必行。

基于这种想法，上海交通大学、浙江大学和华中理工大学在自 1995 年以来陆续为非生物类专业（主要是工科各专业）学生开设“生命科学导论”课程的基础上，1998 年通过高等教育出版社的组织，以各自编写的教材或讲稿为蓝本，合作编写了这本适用于工科非生物系各专业学生的《生命科学导论》教科书。

这本教科书的目标是向以工科为主的非生物类专业学生，介绍生命科学近半个世纪来的主要发展，并使学生掌握理解这些发展所必须具备的基础知识。我们把编写的重心放在生命现象与生命活动这条主线上，并从这条主线展开讨论，还较多地介绍了有关生物化学、细胞生物学、遗传学方面的内容。在进入 21 世纪之际，神经科学和生态学的重要性显现出来，在本书中也有适当介绍，另外，我们设计了“热点浅说”，试图把一些最新的、有趣的知识介绍给大家。

本书共 8 章，第一章由华中理工大学李思孟编写，第二章、第五章第一节、第七章第一节、第八章由上海交通大学张惟杰编写，第三章由浙江大学吴敏编写，第四章由华中理工大学刘曼西编写。第五章第二节由浙江大学傅承新编写，第五章第三节由北京大学来苏民编写，第五章第四节由浙江大学王玮编写，第五章第五节、第七章第六节由华中理工大学袁明雄编写。第六章第一节由浙江大学唐建军编写，第二节由华中理工大学阎永君编写，第七章第二、三节由浙江大学史影编写，第七章第四节由上海交通大学寿文德编写。

本书是在比较短的时间内完成的，因而要使它成为一本优秀的教科书，我们还准备做长期的努力。诚恳地希望大家为本书提出意见和建议。

编者
1999 年 7 月

简明目录

目 录

绪 论 踏进生命科学的殿堂

第一节 什么是生命

一、生命和非生命

生物学亦称生命科学、生物科学，是研究生命的科学。

生命（life）是什么？或者说，生命物体与非生命物体的本质区别是什么？这个生命科学最基本的问题，看似简单，但至今未有一个普遍接受的定义。依照人们的常识，很容易区别出：岩石、铁，没有生命；花、草、鸟、兽，则是有生命的。但是真要概括出“生命”与“非生命”的本质区别，或是简要说出生命或生物都应具备哪些特征，而非生命或非生物则不具备这些特点，进而用最为简洁的词句为生命下个定义，却又不是那么容易。

虽然，人类对生命规律和生命本质的探索早已开始，但是“生命”作为一个科学概念提出来是在 19 世纪初，与“生物学”（biology）作为一个学科出现，差不多同步。那时人们已经认识到动物与植物具有某些共同的基本性质，它们都是“生物”，它们都有“生命”。人们想用“生命”概念把生物与非生物区别开来，想用“生物学”代表一个与原有的动物学和植物学不同的、以研究生命的共同特征和生物共同的发展规律为目标的新研究领域。

虽然，给出简短的生命定义比较困难，但是对生命与非生命之间的界线和关系的哲学思考，持续地吸引着人们的关注。19 世纪的著名生物学家多是从“活力论”（vitalism）观点认识生命，认为生物体具有与物理化学过程不同的生命力，即活力。居维叶（G. Cuvier, 1769—1832）和李比希（J. von Liebig, 1803—1873）等人把生命理解为对物理和化学力的对抗；物理和化学力作用的结果是破坏性的，而生命的作用在于形成和维护有机体的结构与功能。

与活力论观点相对立的是“机械论”（mechanistic view）或“还原论”（reductionism）观点，认为生命问题说到底是物理和化学问题，一切生命现象都可以用物理和化学定律做出解释，生物体内没有什么与物理化学力不同的生命力。在 19 世纪中有路德维希（C. Ludwig, 1816—1895）、赫姆霍兹（H. von Helmholtz, 1821—1894）等人阐述这种观点，

进入 20 世纪后，这种观点的影响增大，促进了生物学向分子水平的进步，反过来又进一步加强了生物学上的还原论观点，如今它在生物学界，尤其是分子生物学界占据着主导地位。

近来，科学界已很少有人相信生物体具有神秘的活力，比较有影响的是从“系统论”的观点反对还原论，认为生物体是不同于物理化学系统，是高级的、非常复杂的生命系统，把它还原为简单的物理化学系统以后，它所具有的一些特别的性质与功能会失去。

二、生命的特征

虽然我们还难以给生命下确切定义，但是在认识生命与非生命物质的根本区别，探索生命的特征过程中，以下几点得到大多数生物学家的认同。

（一）生长

生长（growth）是生物普遍具有的一种特征。一棵幼苗可以长成一棵大树，一头小象可以长成一头大象。虽然，食盐晶体、冬天的冰柱、岩洞中垂下的石笋等无生命物体也会长大，但它们的长大是在表面附加同类物质，而生物体是由内部长大，其“材料”也不是环境供给的现成物质，而是经生物自身吸收改造后形成的物质。

（二）繁殖和遗传

生命靠繁殖（reproduction）得以延续。每个生物体都是其亲本生命的延续，生命个体不断死亡，但具有上代特征的生命一直在延续着。上代特征在下代的重现，通常称为遗传。

（三）细胞

生物体都以细胞（cell）为其基本结构单位和基本功能单位。生物的生长发育的基础，就在于细胞生长分裂与分化。生物的病变，实际上也就是它的细胞机能失常。生物体死亡，伴随着细胞结构的瓦解，细胞功能的消失。

（四）新陈代谢

细胞或生物体每时每刻都在进行新陈代谢（metabolism），这是生命又一个基本特征。新陈代谢，简称“代谢”，是生物体内维持生命活动的各种化学变化的总称，包括同化和异化两个方面。生物体是一个开放的系统，同周围环境不断地在进行物质和能量交换。它把吸收的养分转化成自身的成分和能量贮备，这是同化过程；同时它也在不断地分解体内的物质以获取能量，并向环境排出废物及散发能量，这是异化过程。新陈代谢是在高度自动、非常精细的调节（regulation）控制下进行的。新陈代谢失调会引发疾病，新陈代谢停止则意味着个体生命终止和行将解体。

（五）应激性

生命的另一重要特征是应激性（irritability），也就是能对由环境变化引起的刺激，做出相应的反应。绿色植物的枝叶向着阳光生长，人手碰到烫的东西马上缩回来，诸如此类现象都是生物应激性的表现。一个生物体的应激性一旦完全丧失，它的生命也就难以维持了。

根据上述生命特征，一般说来我们可以判定某物是否有生命。

但是，病毒的发现又对此提出挑战。病毒没有细胞结构，它在侵入宿主细胞之前不能繁殖，更谈不上新陈代谢活动，却可以像无机盐一样结晶。生命的许多基本特征它都不具有。但是它的身体构成中有最基本的两种生命大分子——蛋白质和核酸，一

旦它侵入宿主细胞以后，能借助宿主细胞的一套生命系统复制自己，大量繁殖出具有相同遗传特征的后代，这又表现出了生命的特点。现在，一般认为病毒应属于生命世界的一个特殊类群。将病毒纳入生命世界，并不影响对前述几个生命特征的认同。说到底，病毒必须进入（宿主）细胞，才能表现各项生命特征。病毒的存在恰恰告诉我们，生命物体与非生命物体之间并没有绝对界限，除了“非此即彼”，还有“亦此亦彼”。

第二节 人类研究生命的不懈努力

一、探索生命奥秘的起始

生物学与人的生存及生产生活有密切关系，医学和农业实践是生物学知识的源泉。从原始人会辨识什么可食、什么不可食的时候起，生物学知识的积累就开始了。“神农尝百草，一日而遇七十毒”的传说，反映了古人对生物形态和特征的认识过程。

亚里士多德（Aristotle，公元前 384—前 322）把哲学思辨与生物研究结合起来。他研究了 500 多种动物，并亲自解剖过 50 多种动物，写下了《动物志》、《动物的运动》、《动物的繁殖》等著作。亚里士多德创立了“种”和“属”的概念，提出以生殖方式作为动物分类的主要依据，并认为需要综合多种特征才能正确确定动物之间的分类关系。他的这些思想和做法深刻影响了以后的分类学，尽管他自己尚未明确创立一个生物分类体系。亚里士多德给出了生物等级观念。对亚里士多德所说的高等低等生物之间的关系进行研究，是进化思想的来源之一，尽管亚里士多德本人尚未明确提出进化论思想。

在研究了亚里士多德关于生殖问题的论述后，分子生物学奠基人之一德尔布吕克（M. Delbruck）认为，亚里士多德两千多年前就预见到遗传学的最基本概念——由 DNA 分子携带的基因。

经历了中世纪黑暗和停滞后，哥白尼（N. Copernicus,1473—1543）的《天体运行论》（De Revolutionibus Orbium Coelestium）和维萨里（A. Vesalius ,1514—1564）在人体解剖的基础上写出的《人体构造》（De Humani Corporis Fabrica）吹响了革命的号角，这两部书同在 1543 年出版。

医学化学的奠基人是巴拉赛尔苏斯（Paracelsus, 1493—1541），他是一个很复杂的人物，既是炼金术士、占星术士，也是医生、科学家。他认为所有使物质性质发生变化的过程都是炼金过程，这种说法，实质上是把化学现象统一起来了。把这种观点运用于生理学，他是把生理过程作为化学过程研究的开创者，也是医药化学的开创者。

英国农家子弟出身、在意大利帕多瓦大学获医学博士学位的哈维（W. Harvey, 1578—1657），在 1628 年出版的《心血运动论》（An Anatomical Disquisition on the Motion of the Heart and Blood in Animals）一书中，完整地阐述了血液循环理论。哈维不只是做出了一项重要发现，而且把定量实验方法引入生理学研究。他不使用任何超出实证范围之外的概念和假设（如灵魂），让生理学完全建立在实证基础上。生理学从此进入新时代，所以，他被称为“近代生理学之父”。

进入 18 世纪以后，对胰液消化作用的研究有了长足进步。到了 1833 年，博蒙特（W. Beaumont, 1785—1853）利用患者马丁（A. St Martin）的胃瘘研究胃液的作用，才得到

了比较详细准确的结果。博蒙特的研究标志着消化生理的长足进展。

中国古代生物学成就，主要是反映在本草著作和农学著作中。《毛诗草木鸟兽虫鱼疏》、《尔雅注》等儒家经典，谭峭《化书》等道教书籍，有一定的生物学价值。李时珍的《本草纲目》，是中国古代生物学成就的集中代表。这部著作收载药物 1 892 种，分为 16 部 60 类。其中讲到植物大约 1 200 种，分为 5 部 29 类，其分类水平与当时的欧洲不相上下。动物按虫、鳞（鱼类）、介（爬行类）、禽、兽、人的顺序由低等到高等依次排列，分类方式及等级顺序与现代认识基本一致。清代吴其浚的《植物名实图考》，收载植物 1 714 种，种类多且有向纯粹植物学研究转变的趋势，可以认为是中国自身产生的近代植物学的萌芽。

二、细胞学说、进化论和经典遗传学

19 世纪是科学上实现大综合的时代，物理学上的能量守恒和转化定律，化学上的元素周期律，都起到了综合作用。在生物学上，则有了细胞学说和进化论。与此同时，孟德尔提出的经典遗传学，奠定了人们认识遗传规律的基础。

胡克（R. Hooke，1635—1703）1665 年在《显微图谱》（Micrographia）一书中首先使用“细胞”（cell）这一概念，他指的是，在软木片中观察到的由细胞壁围起来的已经失去生命的空腔。后来才知道细胞壁内的小泡囊才是动植物细胞的重要部分。进而，施旺和施莱登提出，细胞是生物体的基本结构单位；由此，逐渐形成细胞学说。

物种起源问题在达尔文（C. R. Darwin, 1809—1882）之前也已有很多人探讨。第一个科学地研究物种起源问题的人是布丰（C. de Buffon, 1707—1788），他以很多事实说明了自地球历史开始以来物种曾经发生变化，然而他并没有明确提出进化论，他依然认为“现在的所有物种都是上帝亲自创造的”。第一个系统提出进化论思想的是拉马克（J. B. de Lamarck, 1744—1829），古生物学的发展为他提供了重要依据。他以“用进废退”和“获得性遗传”解释动物怎样从原始形态进化到现在的形态。达尔文与华莱士（A. R. Wallace, 1823—1913）则主要是从对现有生物和化石资料的考察产生出了进化论思想，他们用“生存斗争”和“自然选择”解释物种起源。

孟德尔（G. Mendel,1822—1884）的豌豆杂交实验，为遗传学的发展奠定了科学基础。在孟德尔之前也曾有很多人进行植物杂交实验，例如克尔罗伊特（J. Koelreuter, 1733—1806）曾用 138 个种进行了 500 次以上杂交实验，研究了 1 000 种以上植物花粉粒的特征，发展出了人工去雄、人工授粉、套袋等一整套的植物杂交实验方法，并且已经发现，杂种第一代性状比较统一，而第二代则多样化。孟德尔的实验，较之前人有以下显著特点：① 他把许多遗传性状分别开来独立研究。② 他进行了连续多代的定量统计分析。③ 他应用了假设—推理—验证的科学研究方法。由伽利略、牛顿等形成的一套科学研究方法，从孟德尔开始体现于遗传学中。孟德尔提出的遗传因子、显性隐性等概念和分离定律、自由组合定律，成为经典遗传学的基本概念和基本定律。

当时学术界未能马上理解孟德尔杂交实验的意义，直到 1900 年孟德尔定律被重新发现之后，遗传学才得以迅速发展。接着，摩尔根（T. H. Morgen, 1866—1945）做出了重大贡献。他以果蝇为研究材料，发现了伴性遗传规律、连锁与交换定律，确认基因存在于染色体上，提出了系统的染色体遗传学说。

经典遗传学起初主要是研究人为的动植物杂交，后来对自然交配群体的遗传问题

也给以关注，发展出群体遗传学，并协调了进化论与遗传学的关系，使两者由对立走向统一。

三、生命科学的新纪元

1. 分子生物学的诞生和发展

生物学从研究个体到研究器官与组织，再到研究细胞，再到研究生物大分子，这是向微观方向的逐步深入。20 世纪下半叶，生物学进入分子生物学时代。它研究生物大分子物质（主要是蛋白质和核酸）的结构、性质与功能，从分子水平上阐述生命现象。

分子生物学的诞生被称为生物学革命。它不但是研究对象微观化，而且把物理学和化学的最新概念、定律及仪器运用于生命问题研究，这一切都与传统的生物学有根本不同。正因为如此，许多最早的分子生物学家具有物理或化学的学术背景。

分子生物学的诞生是生物化学、遗传学、细胞学、微生物学等学科发展的汇合结果。按研究路线的不同，有 3 个学派对分子生物学诞生有重要贡献，它们是结构学派、生化学派与信息学派。结构学派着重研究生命大分子的三维结构，布拉格父子（W. H. Bragg, 1862—1942; W. L. Bragg, 1890—1970）1912 年前后发展起来的 X 射线衍射技术（X ray diffraction method）是其主要技术手段。1938 年，阿斯特伯里（W. T. Astbury, 1898—1961）开始将其应用于分析纤维状 DNA 的结构，有人说这是分子生物学的开端。阿斯特伯里也是第一个称自己为“分子生物学家”的人。生化学派着重从化学角度研究生命，包括生命物质的分子结构和相互作用、生命物质的代谢过程等。信息学派主要研究遗传信息如何携带与传递，证明 DNA 是遗传信息携带者是这个学派的重要贡献。1953 年沃森（J. D. Watson，1928—）和克里克（F. H. C. Crick，1916—2004）提出 DNA 分子的双螺旋结构模型，则是这 3 个学派研究成果的综合，是分子生物学诞生的标志。在这之后，分子生物学发展速度惊人，20 世纪 60 年代提出了遗传信息传递的“中心法则”，发现了起调控作用的操纵基因（operator gene），到 70 年代初已经破译了所有的遗传密码，能测定核酸的一级结构，基因工程获得成功，成为继信息技术之后又一影响深远的新技术。

分子生物学是生物学向微观方向的发展，生态学则是生物学向宏观方向的发展。在新的科学技术条件下，其他传统的生物学各分支学科，也改变了面貌。无论是在理论上还是在应用上，生命科学都在迅猛发展。

2. 生命科学可望成为 21 世纪的带头学科

在科学发展的历史上，各门学科并非齐头并进，常是一门或一组学科走在其他学科前面，从理论观念、思维方式或研究方法上对其他学科发挥重要影响，称之为带头学科。一般认为，近代科学的带头学科是力学，现代科学的带头学科是物理学。21 世纪的带头学科是什么？很多人看好生命科学。

自然界物质运动的形式，按照从简单到复杂的顺序排列，主要有机械运动、物理运动、化学运动、生命运动。机械运动最简单，从研究机械运动起始的力学，最早得以走向成熟，成为近代科学的带头学科。原子结构理论、相对论和量子理论引发了现代科学革命，使得物理学走在最前面，成为带头学科。在对非生命物质的研究已经取得成果基础上，进军最复杂的生命运动，已是科学发展之必然。20 世纪下半叶以来，生命科学文献在科学文献中所占的比例、从事生命科学研究的科学家在自然科学家中

所占的比例都在迅速增长，就正是这种趋势的反映。

生命系统是地球上（也许是整个宇宙中）最复杂的物质系统，是从非生命系统经过几十亿年进化才产生出的结果。在非生命系统中起作用的规则和原理，也都包含在生命系统之中，但生命系统还有它特有的、进化出生命之后才表现出的规则和原理。现代科学技术的发展对生命科学发展起了重要作用，生命科学的发展也将对整体科学技术的进一步发展产生重要影响。海洋科学、空间科学、能源科学、材料科学等当代新兴科学技术，也无一不与生命科学相关。

同时，生命科学研究正在进入精神世界，在严格科学实验基础上研究人脑的活动，包括思维、情感等。神经科学、心理学、语言学、哲学和计算机科学交叉起来形成了一门新的认知科学。生命科学的发展不但会促进自然科学的发展，而且会促进自然科学与人文社会科学的汇合。

3. 生命科学与社会可持续发展

人类社会的发展，在取得极大成就的同时，也引发了许多严重问题。例如，环境污染、资源枯竭等全球性问题困扰着人类，可持续发展已成为全球的呼声，给科技发展提出了更高的要求。在这种大背景下，人们对生命科学寄予很大希望。

（1）生命科学与农业可持续发展

农业的首要任务是解决粮食短缺问题。世界人口在增加，粮食需求量增大，而耕地面积却在减少，因而必须依靠培育优良品种，大幅度提高单产。过去几十年中是靠传统的杂交育种，在 21 世纪，基因工程将在育种中发挥重要作用。

人不但要求吃饱，还要求吃好，食品要更加符合营养要求。应用基因工程可以改善粮食和畜牧产品品质，譬如增加谷物中蛋白质的含量，使家畜家禽的蛋白质成分与人的需要更接近等。

要实现农业可持续发展，必须克服农业化学化带来的恶果。化肥与农药的大量使用虽然提高了农作物产量，但是消耗了大量能源与资源，还造成严重的环境污染。固氮基因工程研究已有不少进展，如若成功，农作物将摆脱单纯对氮肥的依赖。通过基因工程培育抗病虫害的农作物新品种，实行生物防治，将降低对农药的依赖。

（2）生命科学与能源问题的可持续发展

煤与石油资源的枯竭已为期不远。利用核能、太阳能以及其他可再生能源，解决能源问题，成为愈益迫切的课题。在解决能源问题方面，人们对生物技术寄予厚望。用农副产品发酵生产乙醇（酒精），代替汽油作燃料，现在已进入实用阶段。培育含油量高的植物，生产燃料用油，这种研究也已有进展。更具吸引力的研究课题是：研究光合作用机制及有关酶的结构，人工模拟光合作用，利用太阳能分解水得到氢燃料，这样就有了用之不竭的可再生能源。

（3）生命科学与人的健康长寿

人类医学在 20 世纪取得了长足的进步，人均期待寿命大为延长。但是，一方面，一些代谢性和器质性疾病对人类健康的威胁增加，另一方面，许多新的更为凶猛的传染病陆续出现，例如，艾滋病、SARS 和禽流感。可见，朝着健康长寿的目标，还是任重道远。生命科学将从不同方面为医学保健服务：

① 研制更有效的药物　药物从生产角度看主要是三大类：（a）从天然产物中提取；（b）化学合成；（c）发酵产物。其中（a）和（c）都与生命科学技术直接相关，（b）与生

命科学技术也有密切关系。生命科学技术的发展将可以发现更多更有效的药品，可以有更高效的提取技术，可以通过改造微生物提高发酵生产效率或使其能生产新的发酵产物。有人预计，到21世纪中叶，药品将主要依靠经过基因工程改造过的微生物发酵生产。

② 在基因组基础上认识人体，理解疾病　人类基因组的长度约为30亿个碱基对，含3万多个基因。人类基因组的碱基顺序测定工作已经完成。把人的所有基因在染色体上定位及其全部遗传信息的破译，这项巨大的科研课题已经开始。将来完成以后，有望从根本上了解各种遗传性疾病、癌症和心脑血管疾病的发病机制及防治途径，改造人的基因组成有可能成为增强体质、防治疾病的重要手段。

4. 生命科学与维持地球生态平衡

地球上的生物及其生存环境构成了一个巨大的生态系统，称为生物圈。在长期演化、适应、与环境相互作用的过程中，才形成了地球上现在的生态系统，人类也就是在这样一个生态系统中进化而来的。人类在创造现代"物质文明"过程中，对自然进行了掠夺式的开发，同时也严重破坏了地球环境，实际上就是自绝生存之路。"保护地球环境，维持地球生态系统平衡，保护人类家园"，这个理念正为越来越多的人所理解，生命科学将在其中发挥关键作用。生态学研究为维持自然生态平衡提供理论基础，运用生态系统中物种共生、物质循环再生利用、能量多层次利用等原理建立生态工程系统，将会在农业、工业、资源开发、城乡建设中全面展开。

四、生命科学技术引出的伦理道德问题

从生物学的角度讲，人类是生物界的一员。对生命现象的认识适用于人类，改造生物的技术也可以应用于人类。但是人类是高度社会化的生物，人类社会有特定的伦理道德，生命科学技术在人类社会的应用有时会引起伦理道德问题。生殖生物学的发展，避孕药物的发明，对控制人口数量意义重大，对两性关系和家庭关系也产生了重大影响。例如，人工授精和试管婴儿技术，可能使子女"只知其母，不知其父"。若供卵者与怀孕者不是一人，则何人是其生母也成了问题。

在21世纪，生命科学技术的发展将引起更多的社会伦理道德问题。例如，克隆技术可以实现人的无性繁殖，那么，人类自身的生产也会批量化吗？又如，应用基因工程技术改造人类本身，一些人就成了改造活动的客体，而另一些人是主体，一些人是按照另一些人的设计被创造出来的，这种不平等岂不更甚于财富多寡与政治地位的不同？还有，人类基因组研究的深入，使获得个人基因信息成为可能，这是不是个人隐私？会不会引致基因歧视？根本性的问题是，现在的伦理道德观念是在现代生命科学技术出现之前形成的，是用它规范现代生命科学技术的发展，还是修正它使之适应现代生命科学技术？诸如此类的问题使得生命科学技术的发展必将为全社会关注。

第三节　生命科学研究方法

一、生命科学研究的特殊性

生命科学是自然科学中的一个学科，自然科学的一般研究方法也适用于生命科学，

如通过观察、实验等手段研究现象及其因果关系，获得科学事实；通过归纳、演绎等推理方式对事实进行分析思考，形成理性认识；理论必须接受事实检验等。

但是生命科学研究又有其特殊性，主要表现为：① 非生命科学研究的实体（如原子、分子、声波、电磁波），一般具有固定不变的特性，主要研究某类实体的共性，而生命科学研究的实体（如细胞、生物个体、物种）却是活的、易变的，常常既要研究其共性，又要研究其个性。② 生物体高度的复杂性和组织性，是非生命系统难以比拟的，因而，要把握生命系统中某一现象发生的全部条件和原因极其困难。③ 生物学研究常常难以定量，生物学定律一般只是定性描述。④ 依据生物学定律做出的预测，一般是概率性的，而不是严格确定性的。

二、观察和描述

观察和描述对生物学来说特别重要。生物学始于对生物的识别和分类，对生物形态的观察和描述。后来的胚胎学、细胞学，以对胚胎和细胞形态的观察和描述为基础。纵然是研究生物功能的生理学，也要以对形态和现象的观察和描述为基础。在分子生物学中观察和描述依然很重要，如观察描述病毒、质粒、细胞膜的形态与结构，观察描述生命大分子的形态与结构。正因为如此，观察工具的发展——从肉眼到光学显微镜，再到电子显微镜，对生物学的发展具有重要意义，对某些分支学科甚至是决定性的意义。

生物学中的观察和描述特别复杂。生物是活的，对生物的观察可以是活体观察，但更多的是“死体”观察，用特定的技术将生物处死、处理和固定，制成标本、切片或匀浆。每个标本、每张切片显示出来的是生物某一部分、某一结构层次、某一瞬间的结构与状态，研究者再把多个标本、多张切片联系起来，勾画出生物活体整体的动态形象和生命过程。具有出色的观察描述能力，在观察描述上想出了新点子，往往是在生物学上做出发现的重要条件。这非经过专门训练和长时间实践不可。

生物学家的研究工作大量是在观察描述上，有人因此说生物学是描述性学科，对其理论性表示怀疑。其实强调观察描述对生物学的重要意义、强调生物学家必须具有这种实践能力，恰恰是强调了生命科学的理论必须以事实为依据，生物学的事实——生命现象与过程，比非生命世界复杂得多，生物学研究在观察描述上要花费更多精力是必然的。

三、生物学实验

科学实验是在人为控制的条件下再现某种自然现象和过程，以研究其发生条件和规律。生物学实验就是在人工控制条件下再现某种生命现象和过程。例如，有计划地改变培养条件，观察某种生物的生长状况，以研究它对生长条件的要求；改变某种蛋白质的分子结构，看对其生理功能有什么影响，以研究结构与功能的关系等。

采用实验手段的一个重要目的在于使自然现象简化和单纯化，常常是控制其他所有条件不变，只让一个条件发生变化，看对结果有什么影响。

对照实验：在生物实验中，设置对照十分重要。物理和化学研究，对照实验常是用同一装置先后完成的。生命现象的影响因素特别复杂，很难控制全部相关条件，所以，生物学研究中，对照实验常是同时进行。许多生物学实验只能在活体外进行，其结果不一定适用于活体内，这也使问题进一步复杂化。

生物模型：生物学研究中，由于种种原因，通常不能直接用研究对象（例如人体）做实验，需要使用模型或替代物。例如，研究人的生物学问题往往以动物替代。对生理过程（如视觉、听觉、思维过程）的研究，对生命起源问题的研究，直接研究难以进行，常常使用模式生物（model organism）加以模拟。

大肠杆菌、酵母、线虫、果蝇、拟南芥、小鼠和猴子等是生物学家经常使用的模式生物（图 0-1）。模式生物的选择和使用，包含多方面的考虑因素。要解决什么问题，选择什么样的模式生物。孟德尔用豌豆做实验，为经典遗传学奠定基础；摩尔根改用果蝇，发展出细胞遗传学，比德尔使用脉孢菌提出了一个基因一个酶的假说。另外，遗传背景的熟悉、经济、安全等等，都是选择模式生物的考虑因素。

现代生物学的发展史表明，结合生物学研究的特点，充分利用现代实验技术手段，在实验上做出创新，往往是在生物学研究中做出重大成就的关键。



图0-1 生物学研究中经常使用的模式生物

思考题

1. 生命的基本特征是什么？
2. 孟德尔在生物学研究方法上有什么创新？
3. 有人说机械论和活力论是互补关系，你的看法如何？
4. 你是否认为 21 世纪是生命科学的世纪？
5. 举例说明生命科学技术引发了哪些伦理道德问题。

推荐阅读材料

[美]洛伊斯 ·N· 玛格纳．生命科学史 [M]. 李难，等译．武汉：华中科技大学出版社，1985.

[美]威廉 · 科尔曼 . 19 世纪的生物学和人类 [M]. 严晴燕，译 . 上海：复旦大学出版社，2000.

第一章 组成生物体的大、小分子

绝大多数生物，不论是最简单的低等生物，如细菌、酵母，还是各种各样的高等植物和动物，都是由一个或多个细胞组成的。即使作为非细胞的类群——专性寄生的病毒，也只有进入宿主细胞后，借助于宿主细胞的运作机制，才得以表现出生命的特征（图 1-1）。所以，认识和理解生命，应该从认识和理解细胞开始。认识和理解细胞，首先要从了解细胞的化学组成入手。

1-1 细胞学说

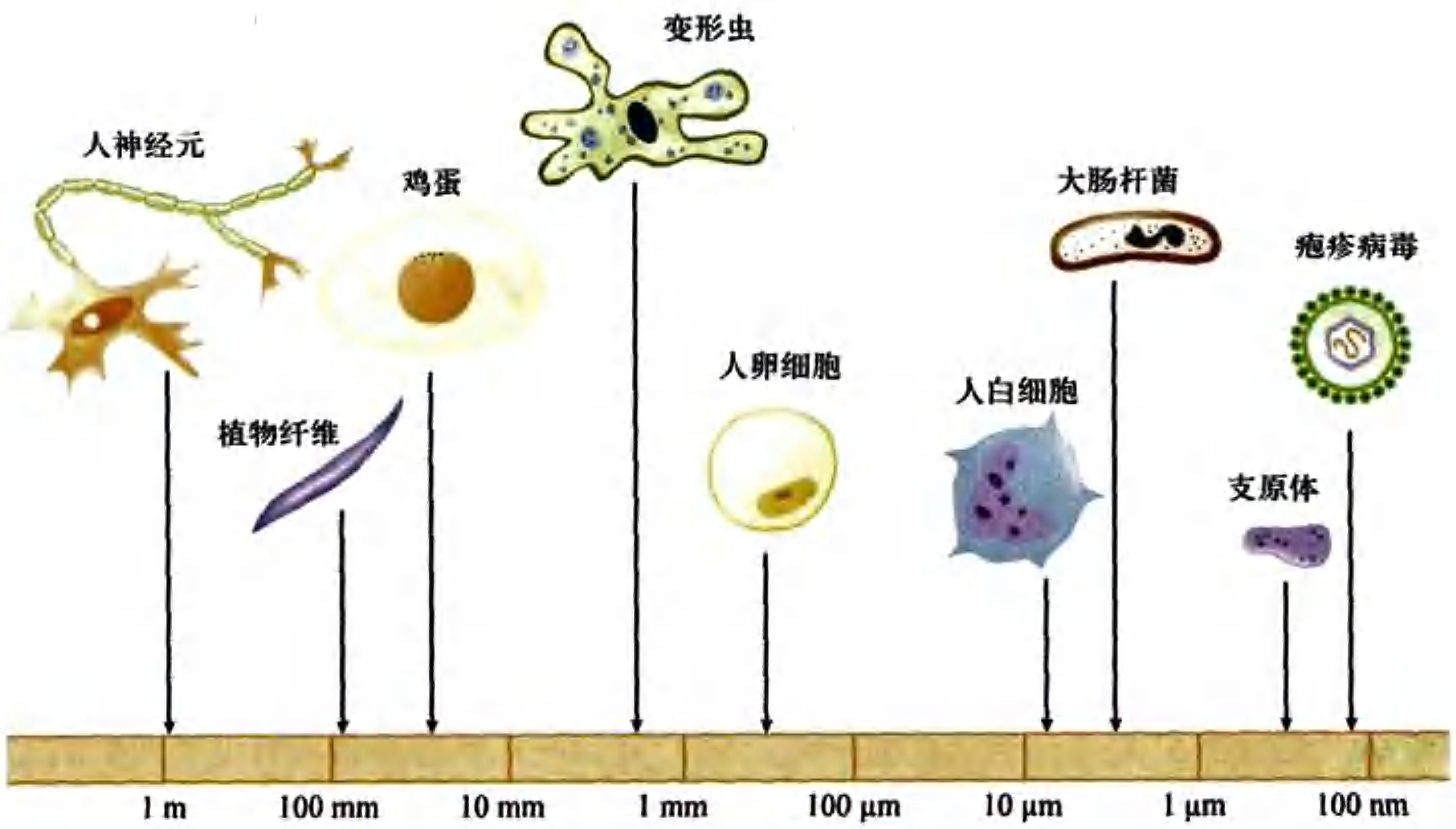


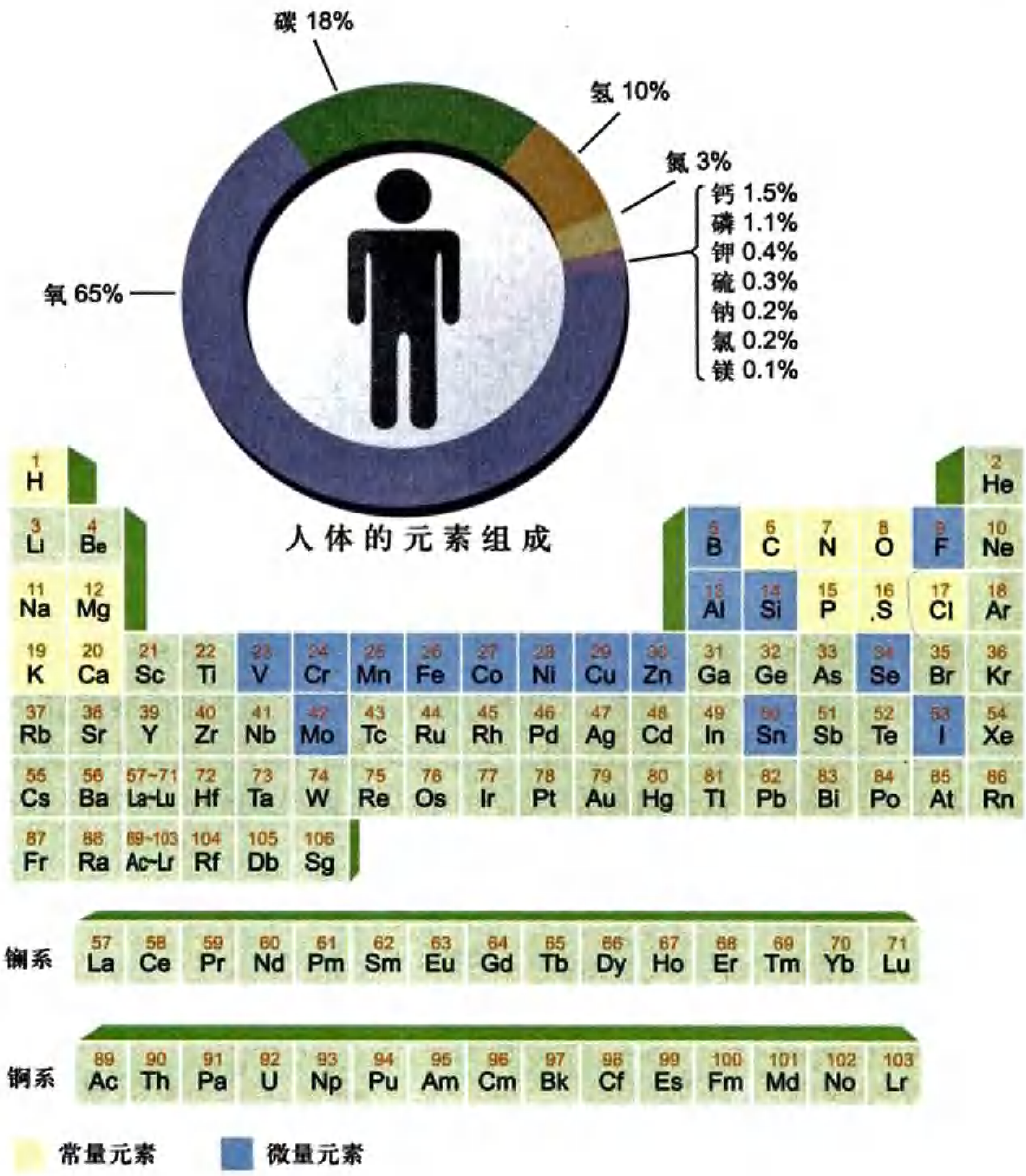
图1-1 各种细胞和病毒的大小尺寸

第一节 生物体的元素组成

一、30 多种元素组成生物体

参加生物体组成的元素（element），总数 30 余种，在元素周期表中（图 1-2），这 30 余种元素分布在元素周期表的上部和中间部分，即属于相对原子质量较轻的一批元

1-2 自然界中的元素



1-3 热点浅说：放射性同位素在生命科学中的应用

图1-2 元素周期表中参加生物体组成的元素

素。地表各元素含量的丰度与生物体内相比，相去甚远。可见，经过长期进化过程的考验，这样一批元素显示出在生命活动中的重要意义，绝非偶然。

二、常量元素和微量元素

以人体为例，人体内所含的各种元素，可以区分为两大类：常量元素和微量元素。含量较高者称为常量元素，包括：碳、氢、氧、氮 4 种元素的总量占体重的 96%；其他如磷、钙、硫等，各占体重的千分之几至十几。这些元素在生命活动过程中不可或缺的作用，是显而易见的。

人体内还有一大类元素，因其在体内含量很低，统称为微量元素（trace element）。一般以 70 kg 标准体重成人体内总含量为多少毫克来表示。微量元素中，铁是血红蛋白的必要成分，氟关系牙齿健康，碘是甲状腺素的成分，锌和锰是一些酶的辅助因子等等，一批微量元素的生理功能早已为人所知，但是其他微量元素有什么生理功能，是人体健康必不可少的元素，抑或是随着食物吃进去后，偶尔滞留在体内的，还需一一查明。

1-4 热点浅说：微量元素是双刃剑

第二节 生物小分子

生物细胞由各种各样大、小分子组成。图 1-3 给出大肠杆菌细胞所含的生物分子的主要种类。理解各种生物分子的结构与功能，是深入研究生命奥秘的基础。

1-5 大肠杆菌细胞中主要分子组分

一般把生物小分子区分为糖、脂、氨基酸、核苷酸等几个大类。生物小分子的重要性，不但在于它们是构成生物大分子的基本单位，例如，以氨基酸为基本单位构成蛋白质，以核苷酸为基本单位构成核酸，以单糖为基本单位构成多糖；还在于许多生物小分子本身，在细胞中亦担负着极为重要的生理功能。

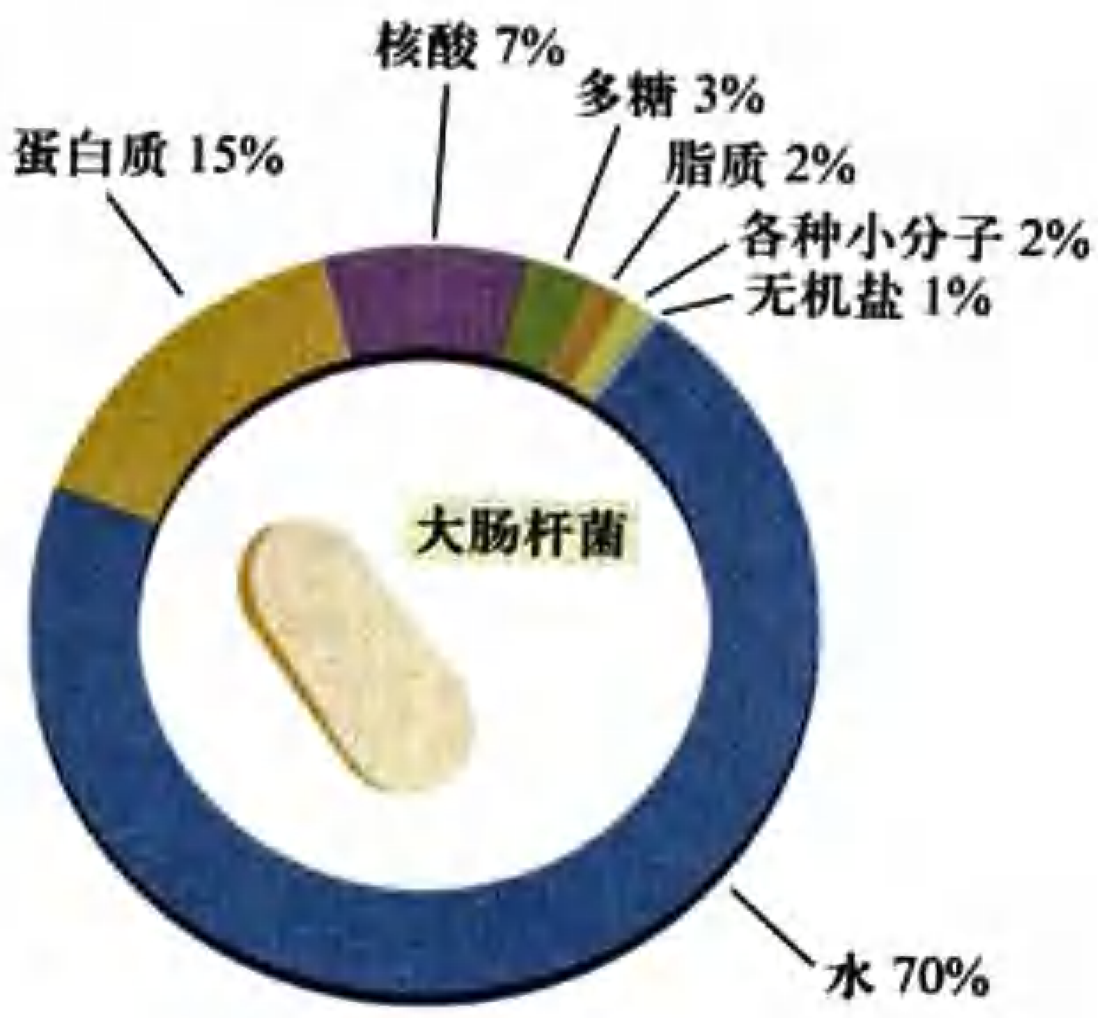


图1-3 大肠杆菌细胞所含大、小生物分子

一、水

生命起源于水中，很大一部分生物至今还生活在海水或淡水中，或者生长在水边。随着生物进化的推进，一部分生命登上陆地，甚至翱翔在天空，但是，它们生命活动的基础——细胞内的一切代谢过程，都是在水环境中进行的。即使陆生的生物体，水也通常会占其体重的 60% ～ 70% 以上。所以，任何一类生物的生命活动，不能须臾离开水。如何取得水、保持水和利用水，成为不同环境中生物生存和发展策略中的重要内涵，这一点，在本书后面关于生态的叙述中还要详细介绍。这里先对与细胞代谢密切相关的水的一些特性作简单介绍：

① 水是极性分子（polar molecule），水分子之间容易形成氢键（hydrogen bond）。细胞内的环境主要是一个水溶液环境。所以生物大小分子在水中的溶解性质，与它们的生物功能关系极大。

② 不少生物分子在水溶液中可以解离为带正 / 负电荷状态，或者与水分子间形成氢键，或者形成胶体溶液（colloidal solution）状态，这些都对生理活性有很大影响。

③ 水的一些物理性质，如表面张力性质，也对生命活动有极大影响。如肺泡的扩张面临表面张力问题；又如，有的昆虫恰恰利用表面张力而在水面上“行走”。

二、氨基酸

1. 20 种氨基酸的结构与性质

已经发现的天然氨基酸（amino acid）已有 180 多种，其中，在生物体内用作合成

天然蛋白质原料的 20 种氨基酸最为重要。这 20 种氨基酸的通式和两种构型如图 1-4 所示。

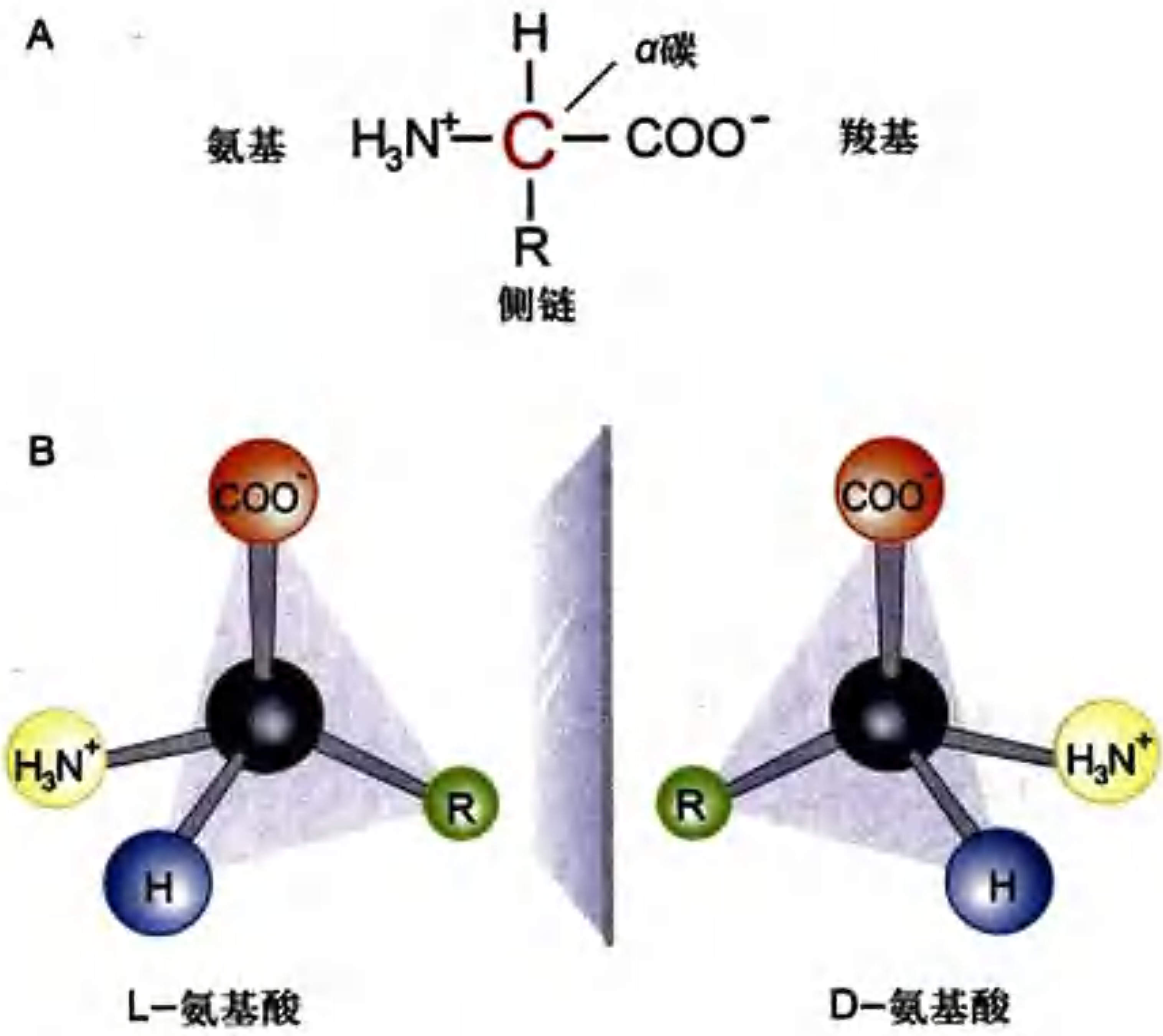


图1-4 氨基酸通式（A）和两种构型（B）

通式中间这个碳原子称为 α 碳原子（α-carbon）；与 α 碳原子相连的有一个 α-羧基和一个 α-氨基，再加上一个与 α 碳原子相连的氢，这些构成各种氨基酸结构中的共性部分；与 α 碳原子相连的 R，一般称为侧链基团，侧链基团可以被看做是各种氨基结构中的个性部分。20 种氨基酸各有不同的 R 基团（R-group）。按照 R 基团的特征，可以把 20 种氨基酸作不同的归类，方便对它们的理解和掌握（图 1-5）。不同侧链结构，不但使氨基酸各具不同特性，亦给蛋白质大分子的主体结构和生物功能带来深刻影响。

20 种氨基酸中，除甘氨酸（glycine）外，其余 19 种氨基酸的 α 碳原子的 4 个键连着 4 个不同基团，因此具有不对称碳原子（或称手性碳原子，chiral carbon）特征。通常，带有不对称碳原子的分子具有以下特点：① 它们有两种同分异构体，② 两种同分异构体具有不同旋光性，又称为光学异构体；两种同分异构体（isomer）的结构式呈物体镜像关系，又可称对映体（enantiomer）。

重要的是，生物体内所有上述 19 种氨基酸都属于两种同分异构体中 L- 构型那一种。例如，严格地讲，丙氨酸应称为 L- 丙氨酸（alanine），以示与其同分异构体 D- 丙氨酸的区别。

2. 氨基酸的生理功能和实际应用

氨基酸在生物体内的主要功能是作为合成蛋白质的原材料。人体内，蛋白质的合成与分解几乎一刻不断，所以，每天需要从饮食中获取蛋白质 / 氨基酸营养。重危患者，尤其是消化吸收有困难的患者，通常需要从静脉输液中补充氨基酸，20 种氨基酸中，有 8 种不能在人体内合成，必须从食物中摄入，称为（营养）必需氨基酸（essential amino acid）（表 1-1）。必需氨基酸是俗称“大输液”里的重要成分。

大部分氨基酸通过微生物发酵生产，例如，谷氨酸（glutamic acid）、赖氨酸（lysine）；

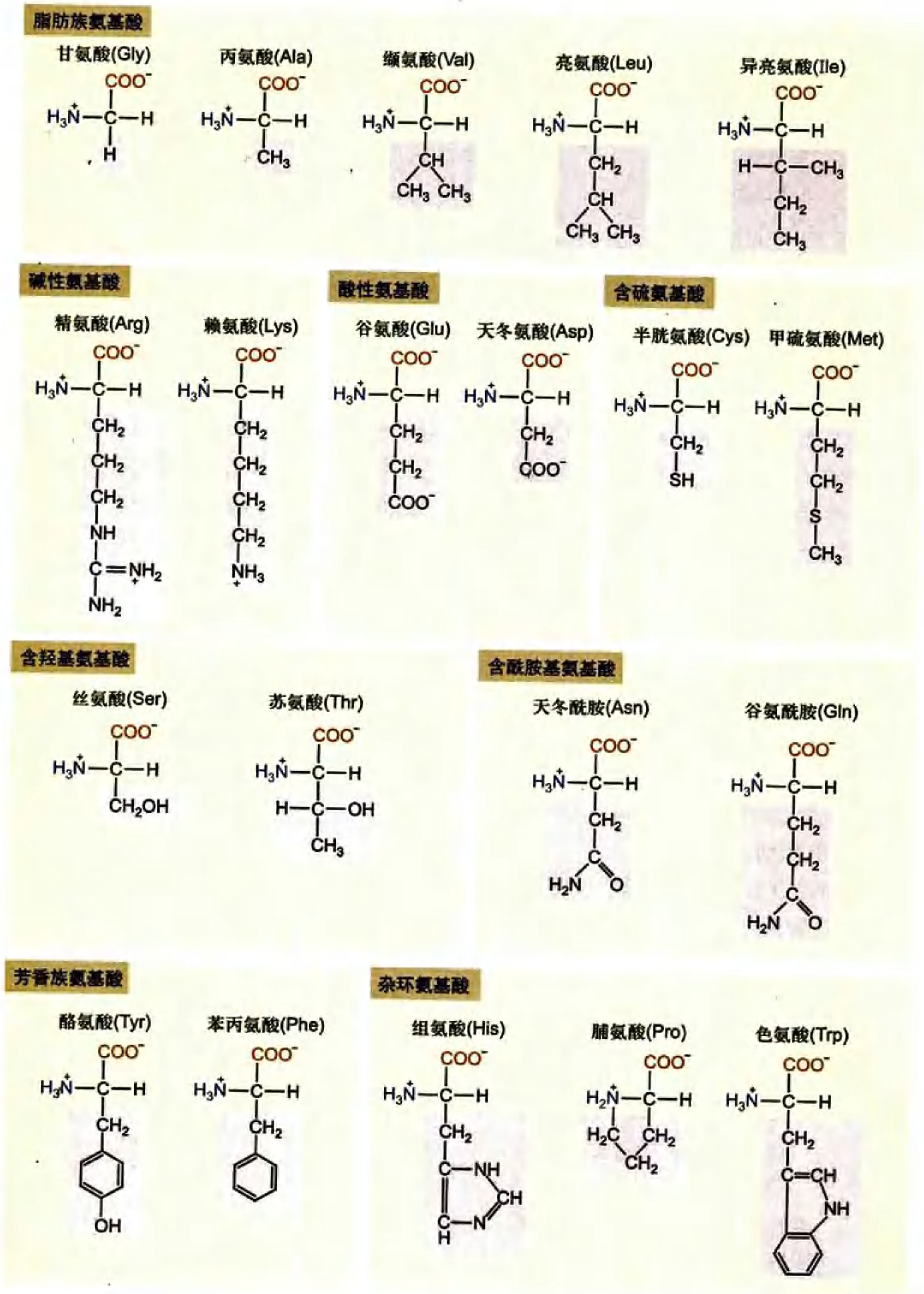


图1-5　20种氨基酸的结构式

有的氨基酸可从生物材料分离获得，例如，从毛发可得到半胱氨酸（cysteine）；还有几种氨基酸通过化学合成法或半合成法获得。在亚洲一些国家，谷氨酸钠盐在烹饪中用作助鲜剂，从而形成味精生产工业。

表1-1　人体必需氨基酸和非必需氨基酸

必需氨基酸	非必需氨基酸	
缬氨酸	甘氨酸	天冬氨酸
亮氨酸	丙氨酸	天冬酰胺
异亮氨酸	丝氨酸	谷氨酸
苏氨酸	半胱氨酸	谷氨酰胺
苯丙氨酸	酪氨酸	脯氨酸
甲硫氨酸	组氨酸	精氨酸
色氨酸		
赖氨酸		

除了作为蛋白质合成原料外，一些氨基酸及其衍生物是体内重要的活性物质，作为辅酶（coenzyme）、激素、神经递质等的组成成分参与代谢调节等重要生理过程。例如，甘氨酸也是一种神经递质；5-羟色胺作为色氨酸（tryptophane）的衍生物在神经信息传导中起重要作用；甲状腺素是酪氨酸（tyrosine）的衍生物，是人体重要激素之一，由甲状腺所分泌，对全身代谢均有调节作用等。

1-6　几种有生理活性的特殊氨基酸及氨基酸衍生物

三、单糖

这里所说的糖，不是日常生活中作为甜味剂的食糖。在生物化学中，凡是其分子结构具有“多羟基的醛或酮”的特征的，都称为糖类化合物。淀粉是多糖，蔗糖（食糖）是双糖，它们经过水解可以分解成更小的糖类分子。不能被水解生成更小糖类分子的糖类物质称为单糖（monosaccharide）。

1. 葡萄糖和果糖

生物界中最重要亦是最常见的单糖是葡萄糖。葡萄糖（glucose）是六碳糖，因为它由6个碳原子组成。另一个重要的六碳糖是果糖。两者的区别在于，葡萄糖分子中第一碳为醛基，果糖（fructose）分子中第二碳为酮基，所以葡萄糖称为己醛糖（aldohexose），果糖称为己酮糖（ketohexose）。葡萄糖和果糖可以看做是羰基位置不同的同分异构体（图1-6）。

1-7　葡萄糖同分异构体

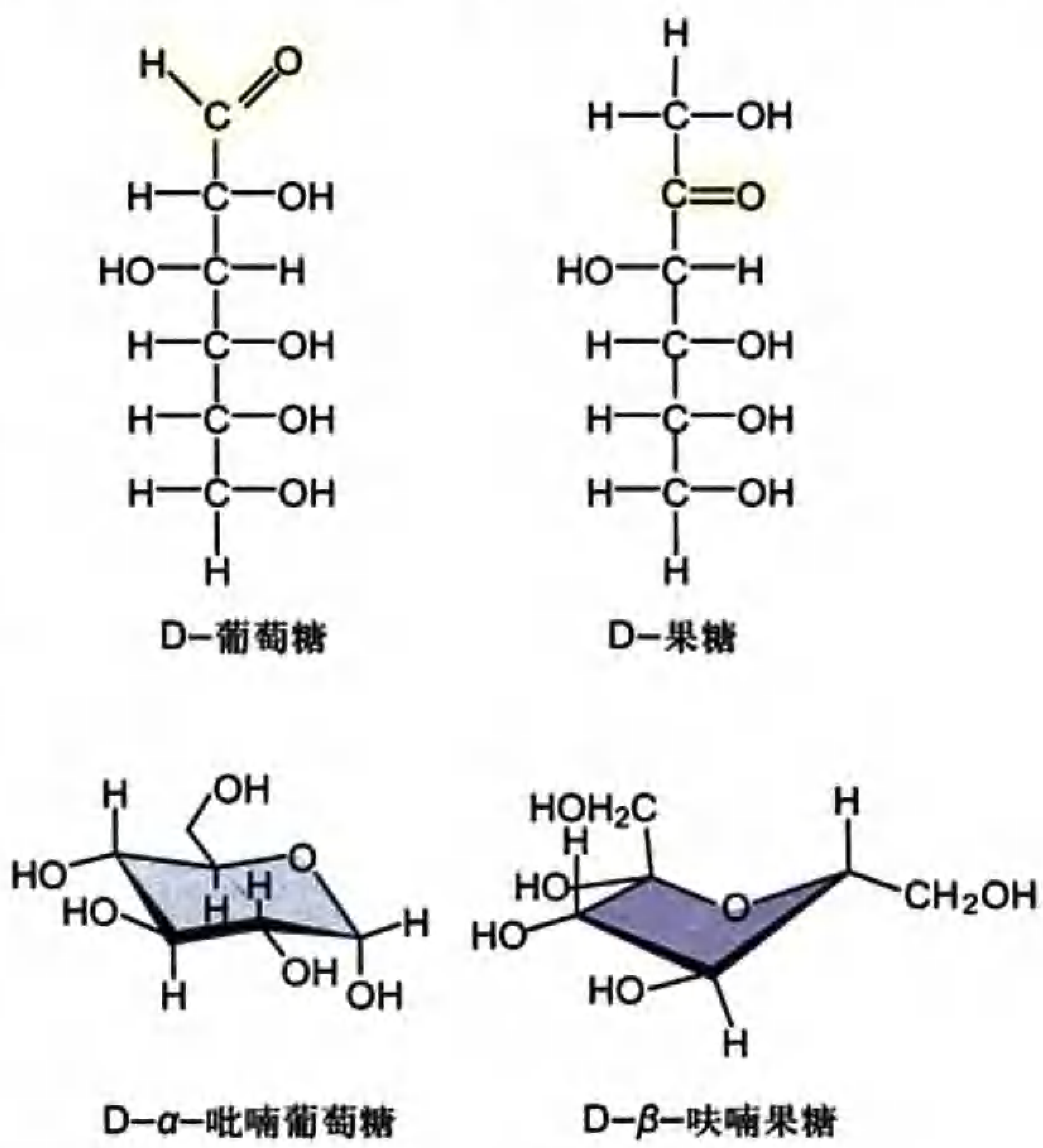


图1-6　葡萄糖和果糖的结构式

葡萄糖在水溶液中的许多性质表明，葡萄糖分子通常以环式结构存在。当第1碳醛基和第5碳的羟基缩合，第1碳和第5碳通过氧桥相连，一个环状结构便形成了，这样由5个C和1个O组成的环，称为吡喃环（pyran）。成环时，第1碳上的醛基变成羟基，这个羟基还部分呈现原来醛基的还原

性，称为半缩醛羟基（hemiacetal）。生成环状结构后，第1碳具备了不对称碳原子特征。按照半缩醛羟基位于环平面下方或上方，区分出 D-α-葡萄糖和 D-β-葡萄糖两种同分异构体。果糖生成由4个C和1个O组成的环，称为呋喃环（furan）。

2. 其他单糖及糖衍生物

自然界中存在的单糖数以百计，有三碳糖（丙糖，triose）、四碳糖（丁糖，tetrose）、五碳糖（戊糖，pentose）、六碳糖（己糖，hexose）、七碳糖（庚糖，heptose）、八碳糖（辛糖，octulose），乃至九碳糖（nonulose）等。图1-7列出生物体内常见的几种重要单糖。

单糖分子经过生物体内的化学修饰反应，可生成氨基糖、糖醛酸、脱氧糖等糖衍生物。

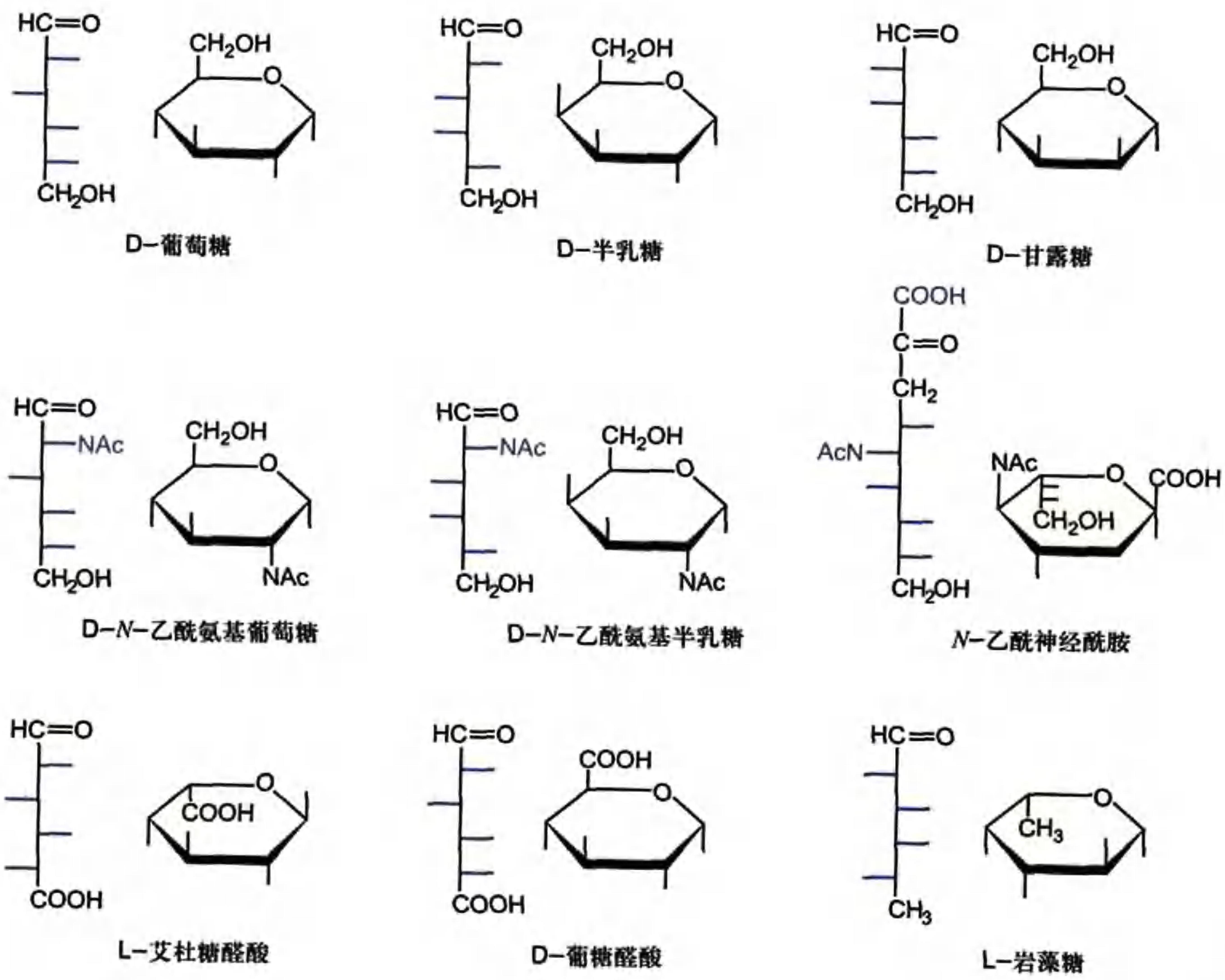


图1-7 几种重要的单糖

3. 单糖的生理功能和实际应用

在生物体内，单糖除了作为燃料，被氧化分解而产生能量外，还可以作为原料用以合成寡糖、多糖和各种糖复合物。工业上从水解淀粉获得葡萄糖，用于食品工业、医药工业等方面。

四、核苷酸

1. 核苷酸的结构

核苷酸（nucleotide）是组成核酸（RNA 和 DNA）的基本单位。在分子结构上，

核苷酸比氨基酸和单糖更为复杂，由 3 个部分组成：碱基（base）（嘌呤或嘧啶），核糖（ribose）或脱氧核糖（deoxyribose），以及磷酸。

（1）碱基

嘧啶（pyrimidine）碱基的母核是由 2 个氮原子和 4 个碳原子形成的六元环，称为嘧啶环，几种嘧啶碱基在侧链取代基团上各有不同：胸腺嘧啶（thymine，T）仅存在于 DNA 分子中，尿嘧啶（urine，U）仅存在于 RNA 分子中，胞嘧啶（cytosine，C）在 DNA 和 RNA 中都有（图 1-8）。

嘌呤（purine）碱基的母核称为嘌呤环，由 1 个嘧啶环和 1 个五元环并在一起而成；亦因侧链取代基团不同区分为：腺嘌呤（adenine，A）和鸟嘌呤（guanine，G）（图 1-8）。

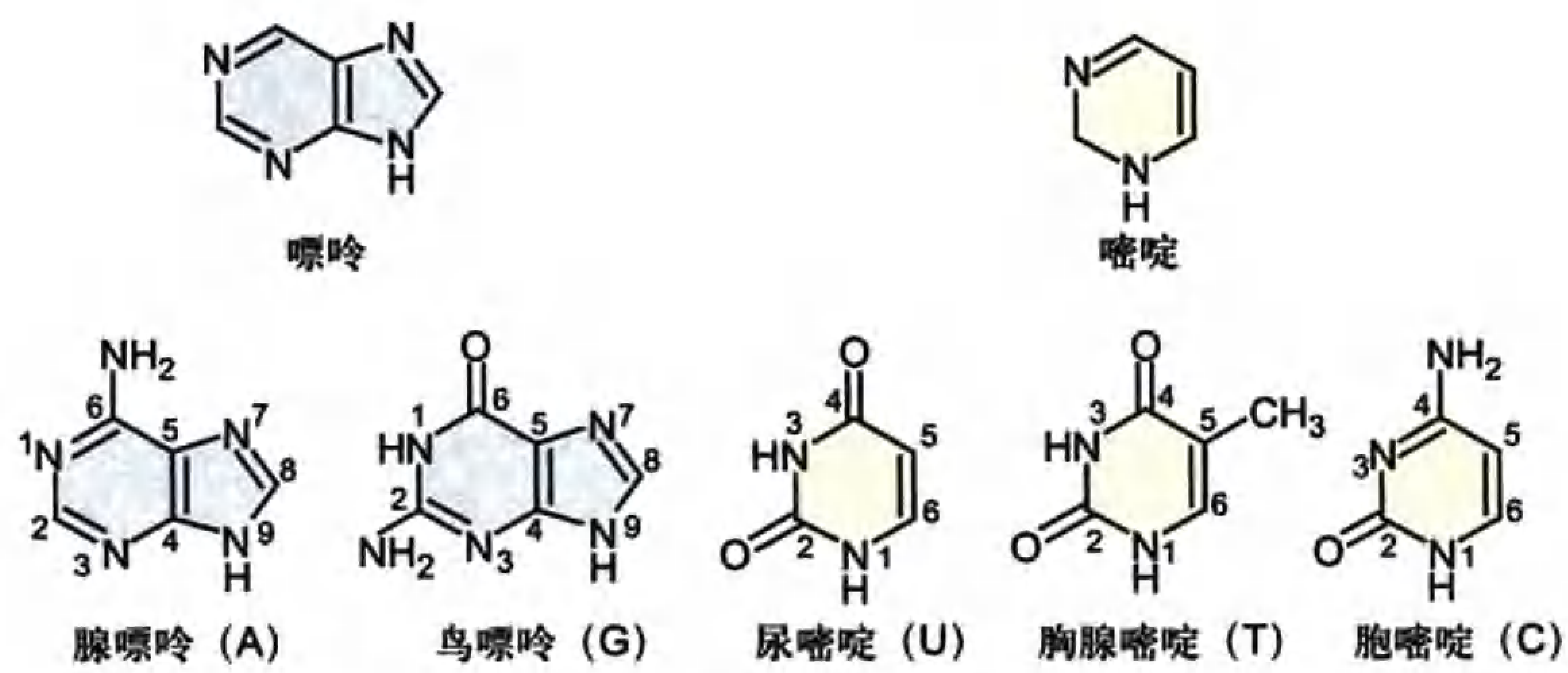


图1-8　5种嘌呤、嘧啶碱基

（2）核苷

核糖或脱氧核糖的第 1 碳与嘌呤或嘧啶碱基，通过 β－糖苷键（glycoside bond）相连而形成的化合物，统称核苷（nucleoside）或脱氧核苷。糖基连接在嘧啶环的第 1 位氮上，或连接在嘌呤环的第 9 位氮上，图 1-9 中腺嘌呤脱氧核苷酸除去磷酸，即为腺嘌呤脱氧核苷。

（3）核苷酸

核苷中糖的羟基和磷酸以酯键连接，形成核苷酸（图 1-9）。虽说糖基的 2′，3′，5′ 位上的羟基都可能与磷酸相连，但是常见的还是 5′－核苷酸。在 RNA 或 DNA 水解产物中，可以分别找到 4 种核糖核苷酸，或 4 种脱氧核糖核苷酸（表 1-2）。

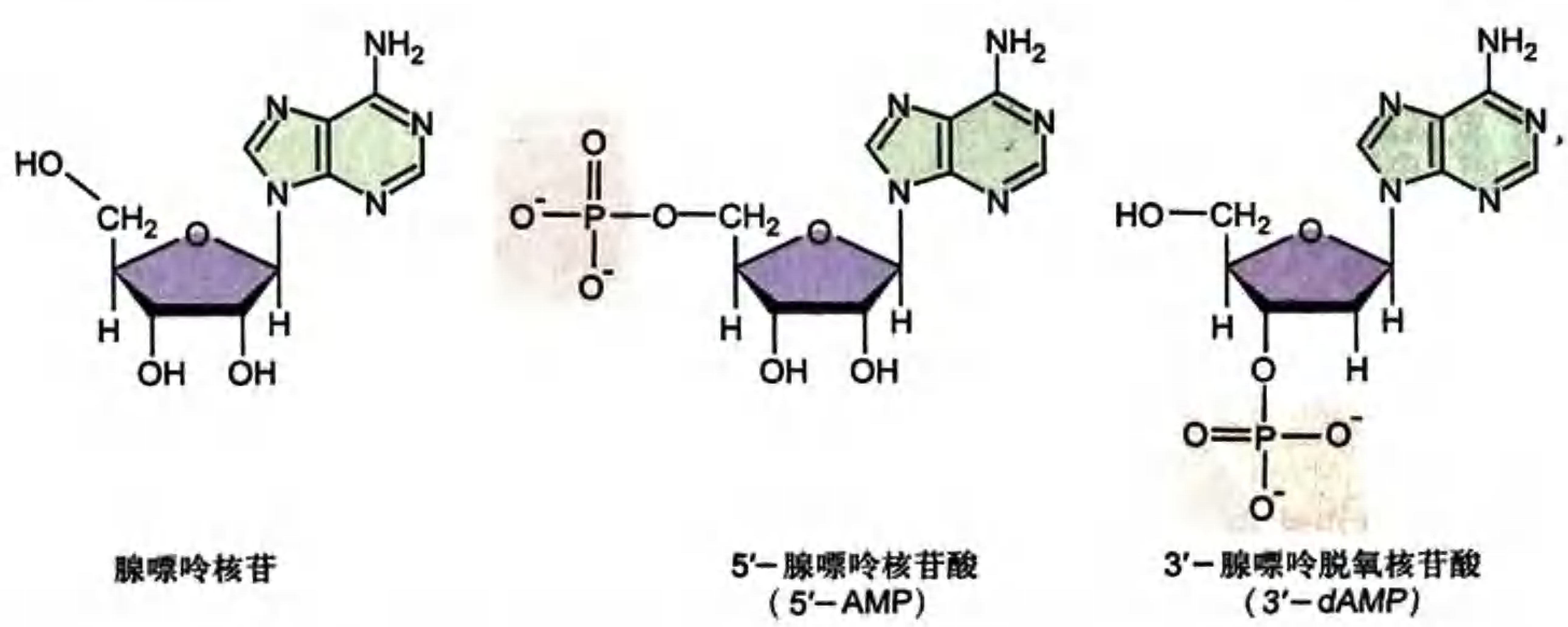


图1-9　核苷和核苷酸

表1-2　大分子核酸中核苷酸组成

DNA 水解液中	RNA 水解液中
腺脱氧核苷酸（dAMP）	腺苷酸（AMP）
鸟脱氧核苷酸（dGMP）	鸟苷酸（GMP）
胞脱氧核苷酸（dCMP）	胞苷酸（CMP）
胸腺脱氧核苷酸（dTMP）	尿苷酸（UMP）

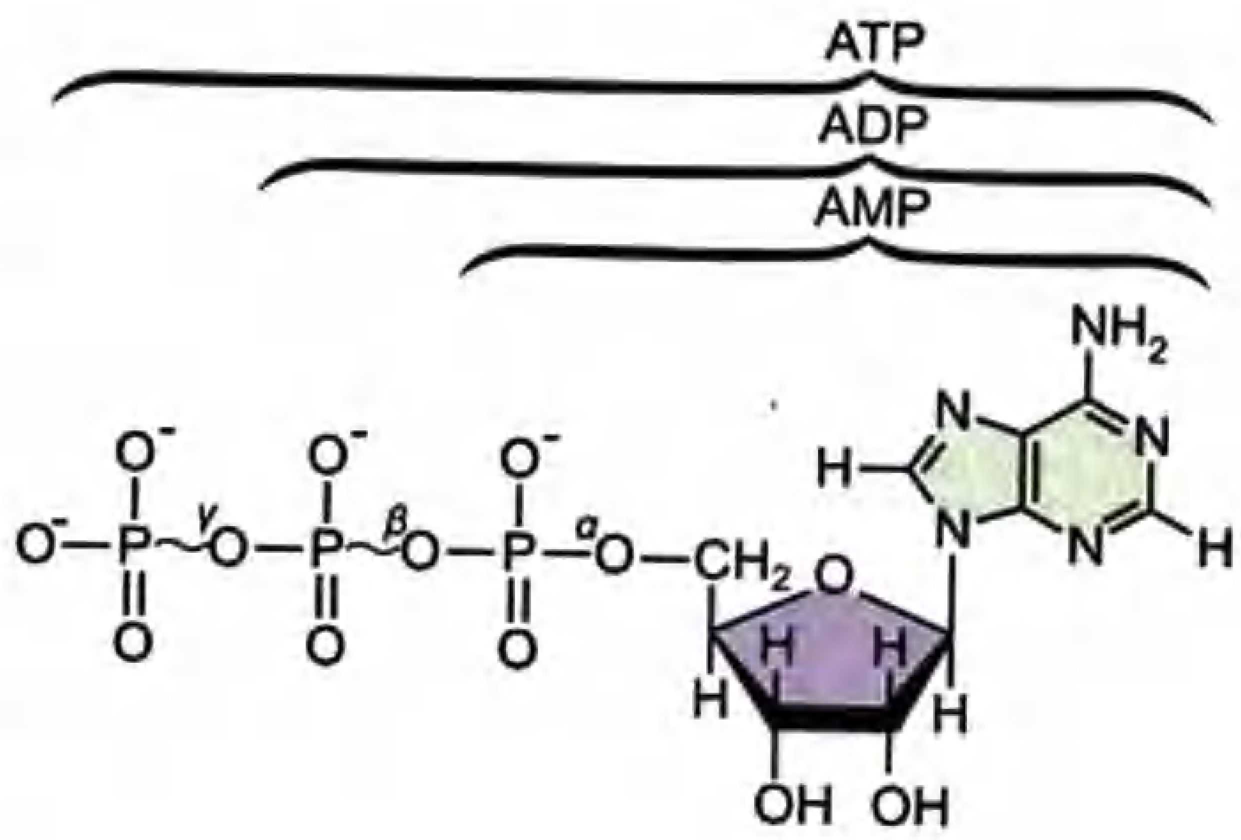
2. 稀有碱基和特殊核苷酸

除了上述在大分子核酸中常见的 5 种碱基和 8 种核苷酸外，还有一些结构独特的稀有碱基和功能上重要的特殊核苷酸。

稀有碱基大量存在于转移 RNA（即 tRNA）中，后面将会讲到。

ATP（腺苷三磷酸）是一种特殊核苷酸，其分子中焦磷酸键含有较高能量，称为高能磷酸键。ATP 最常出现于能量暂存和供应的环节中，被称为“能量货币”（图 1-10）。

ATP 经酶促反应形成环腺苷酸（cyclic AMP, cAMP），也是一种重要的特殊核苷酸。cAMP 被称为胞内信使或第二信使，在细胞信息传递中起重要的作用。



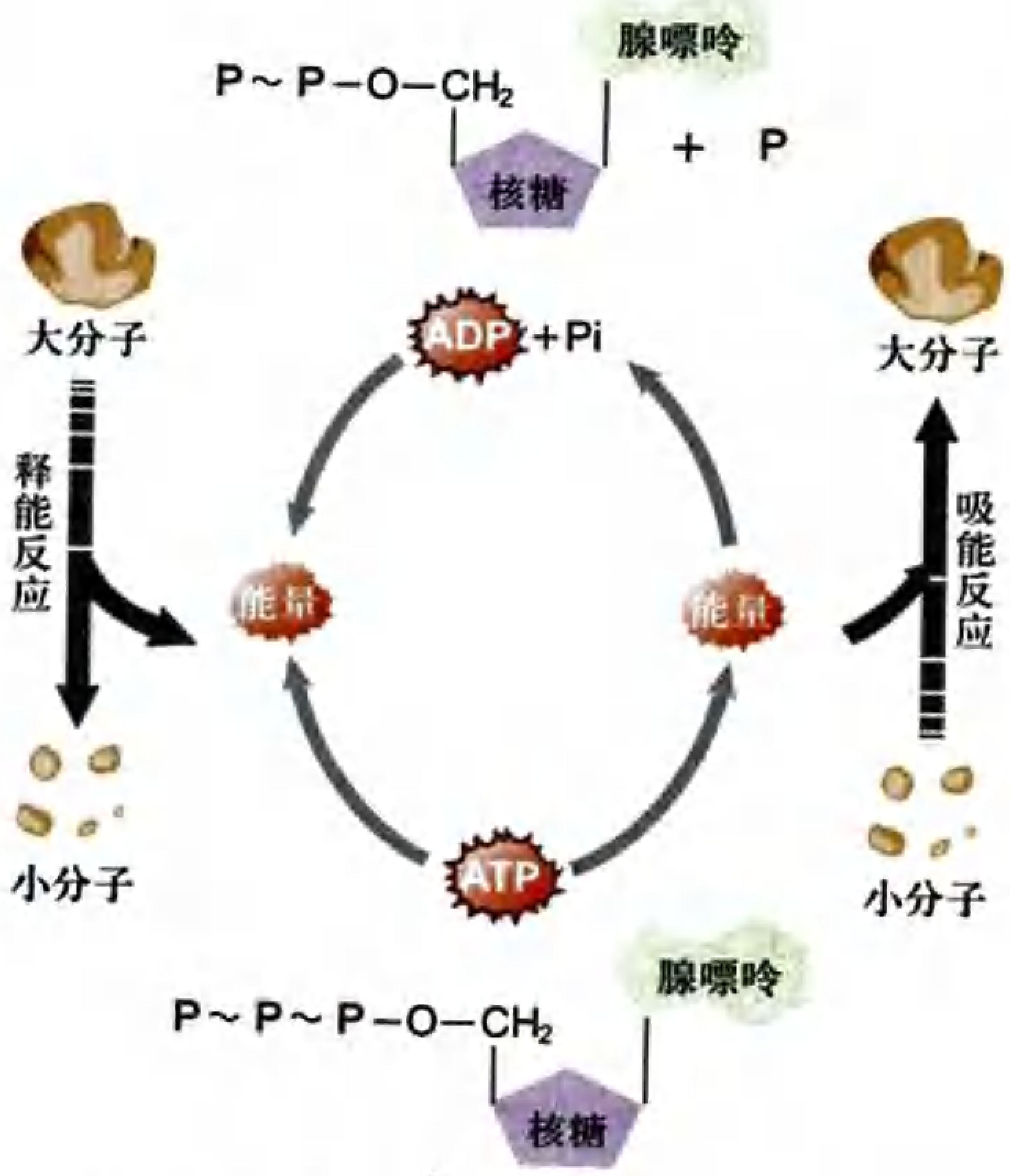


图1-10　ATP在能量代谢中的货币功能

1-8　几种重要的核苷酸

五、脂质

脂质化合物的特征在于其溶解特性。不溶于水，而溶解于丙酮、氯仿或乙醚等有机溶剂（或称脂溶性溶剂）的分子统称为脂质（lipid）分子。许多脂质分子含长碳氢链或环状结构，从而使它们水溶性很差。常见的脂质有以下几类。

1. 油和脂

3 个脂肪酸分子分别以酯键与甘油分子的 3 个羟基相结合，形成甘油三酯（triacylglycerol），又称三酰甘油、中性脂肪。日常生活中食用的油脂均属中性脂肪（图 1-11）。牛油熔点高，在常温下呈固体状，俗称脂（fat），反映出牛油的甘油三酯分子中脂肪酸的不饱和程度低。豆油熔点低，在常温下呈液体状，俗称油（oil），反映出豆油的甘油三酯分子中脂肪酸的不饱和程度高。

天然油脂中的脂肪酸（fatty acid），其碳原子总数通常为偶数，以 16～20 个碳原子居多。脂肪酸的碳氢链中有时有双键，双键数目可多达 4 个。哺乳动物体内不能合成含 2 个以上双键的不饱和脂肪酸。亚油酸和亚麻酸（分别含 2 个或 3 个不饱和脂肪酸）被称为人体营养必需脂肪酸（essential fatty acid），它们必须由食物提供。以

1-9　天然油脂中的脂肪酸

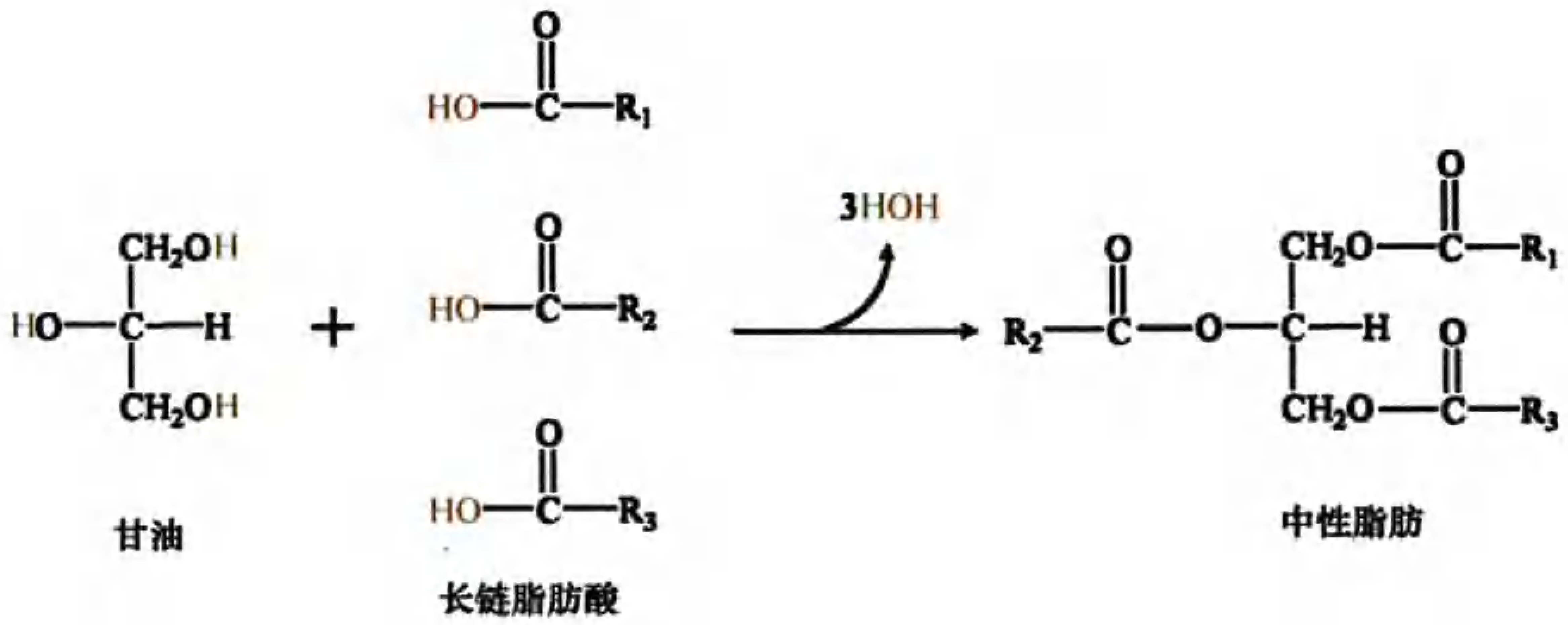


图1-11 中性脂肪的生成 R_1，R_2，R_3可以相同，也可以不同；其中R_2多为不饱和脂肪酸。

它们为原料，在体内可以合成其他含 2 个以上双键的不饱和脂肪酸（unsaturated fatty acid）。

2. 甘油磷脂和鞘脂

甘油磷脂（glycerophospholipid）分子中，甘油分子以酯键相连两个脂肪酸分子，甘油的第 3 个羟基连着磷酸基，磷酸基后面还连着另一个极性很强的小分子——胆碱（choline）或乙醇胺（ethanolamine），或丝氨酸（图 1-12）。

甘油磷脂分子在水环境中的特性和中性脂肪很不一样。虽然分子中两条脂肪酸的长碳氢链仍是非极性的，不亲水的；但是，分子中的磷酸基加上极性小分子部分，表现出很强的亲水性。所以甘油磷脂分子可以描述为：具有一个“极性的头”和两条“非极性的尾巴”。还有一类脂称鞘脂（sphingolipid），其分子组成和结构与磷脂大不相同，但是也具类似甘油磷脂分子的整体特征：一个“极性的头”和两条“非极性的尾巴”。

1-10 鞘脂的分子特征

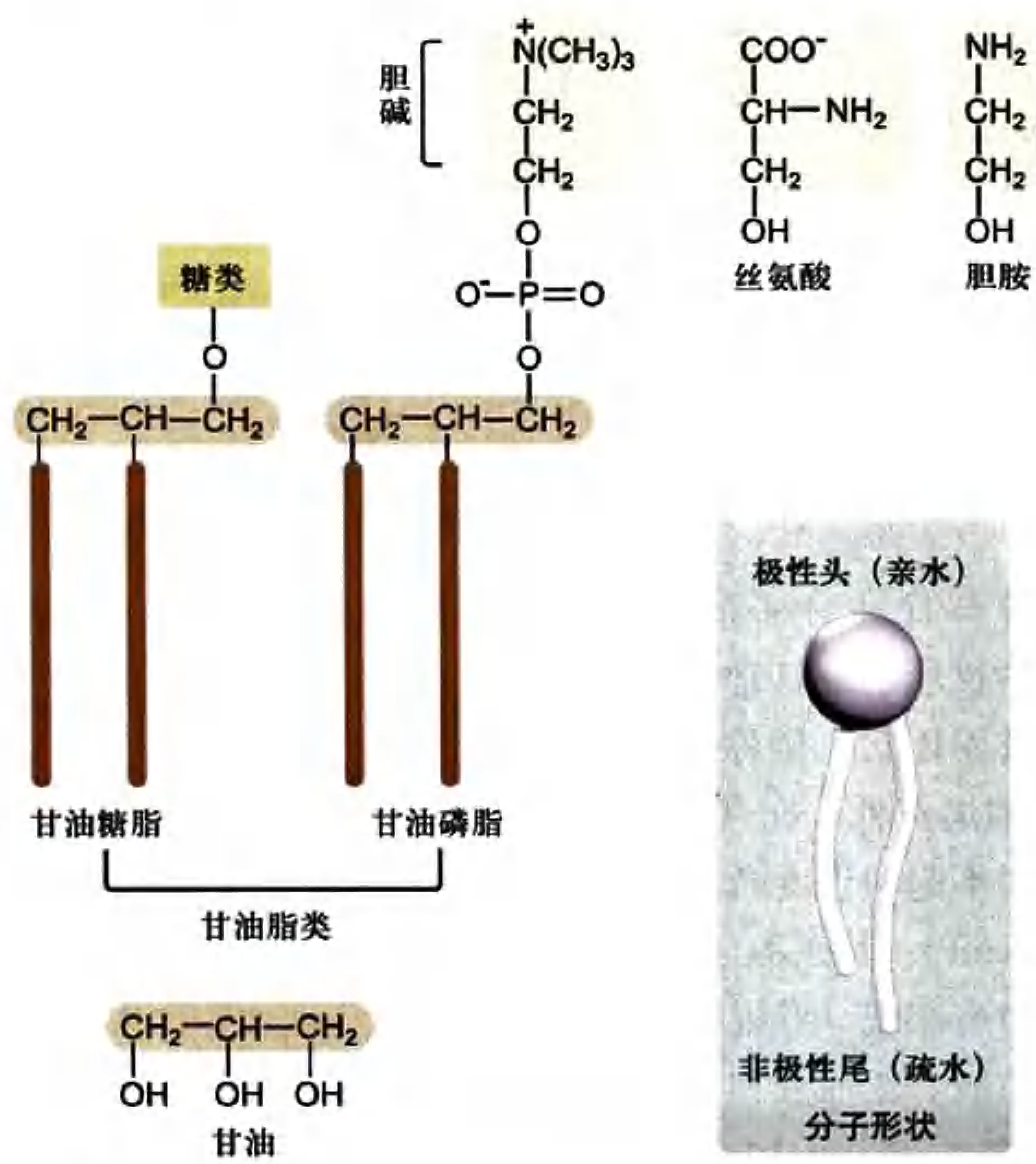


图1-12 磷脂

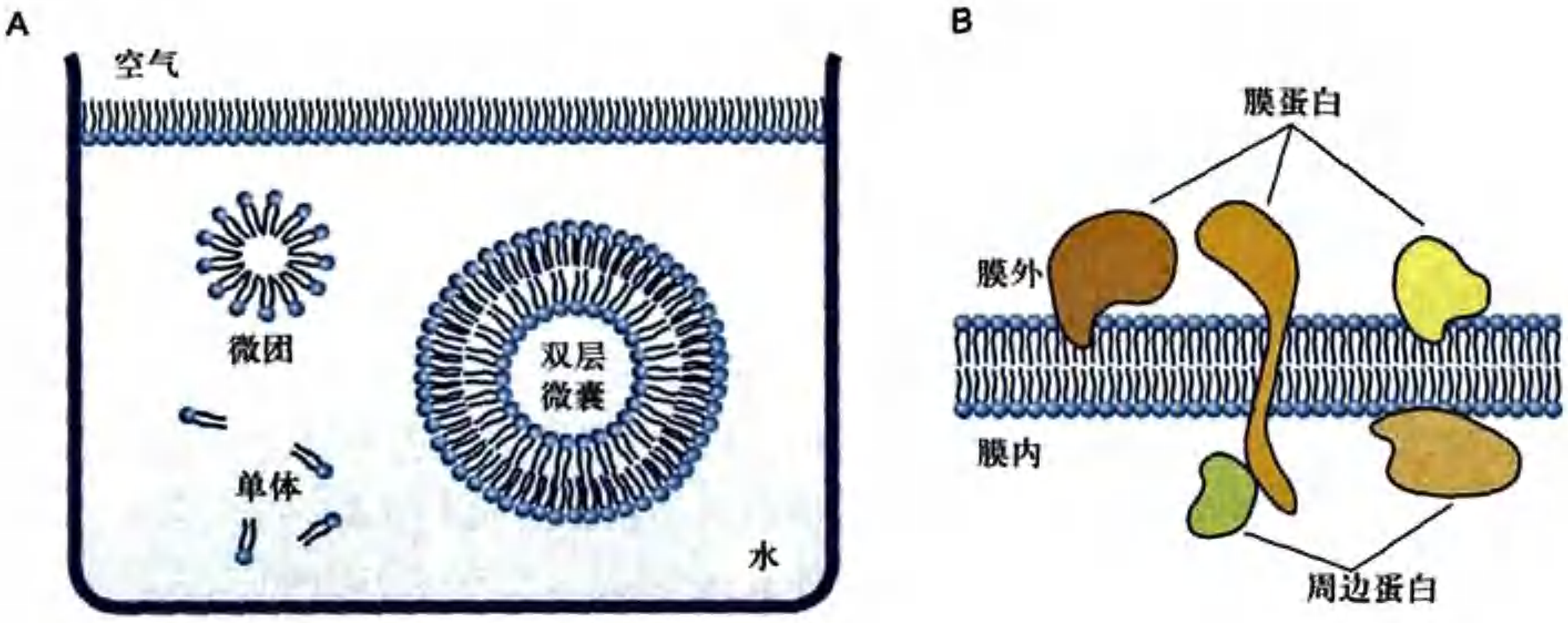


图1-13　脂双层（A）和生物膜（B）

甘油磷脂和鞘脂的分子的上述整体特征，使得它们在水环境中容易自发形成“脂双层”（lipid bilayer）结构（图 1-13）。正是“脂双层”结构，加上镶嵌其中的各种蛋白质，成为生物膜的主要成分。

3. 萜类和类固醇

（1）萜类

萜类（terpene）是异戊二烯（isoprene）的缩合物（图 1-14）。所以，萜类分子的碳原子数目常常是 5 的整数倍。

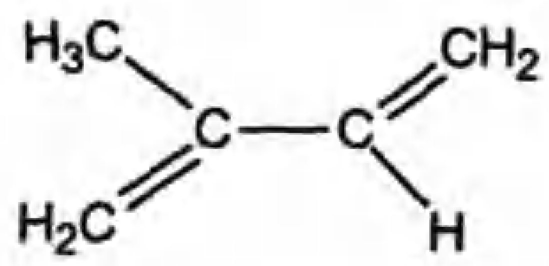


图1-14　异戊二烯是萜类化合物共同的单体组分

1-11　一些重要的萜类化合物

许多萜类化合物具有重要的生理功能，例如，叶绿醇是叶绿素的重要成分，β-胡萝卜素是维生素 A 的来源。一个 β-胡萝卜素（β-carotene）分子可断裂生成两分子维生素 A，维生素 A 可以氧化成视黄醛，视黄醛（retinal）在人体视觉细胞中参与对光线的信号感受。缺乏维生素 A 导致视力减退、夜盲等症状。维生素 A 的衍生物维甲酸（retinoic acid），有调节细胞分裂与分化功能，有人认为有抗癌效果。

植物中许多萜类化合物具有特殊气味，是特种植物油的主要成分，例如，柠檬香素、薄荷醇、樟脑和桉叶醇等，它们作为药物、香料、防蛀剂等有广泛用途。天然橡胶也是萜类化合物。

（2）类固醇

类固醇（steroid）分子的核心是 4 个拼在一起的环状结构，各种固醇具有不同的侧链基团和双链位置。类固醇的生物合成过程，主要是异戊二烯单体的聚合，可见类固醇和萜类关系密切。

许多类固醇具有重要的生物活性，例如，参与真核细胞细胞膜的组成，并与人体血液循环中脂质的运输，以及动脉粥样硬化和心血管疾病有关的胆固醇（cholesterol）（图 1-15），帮助食物中油脂成分消化吸收的胆汁

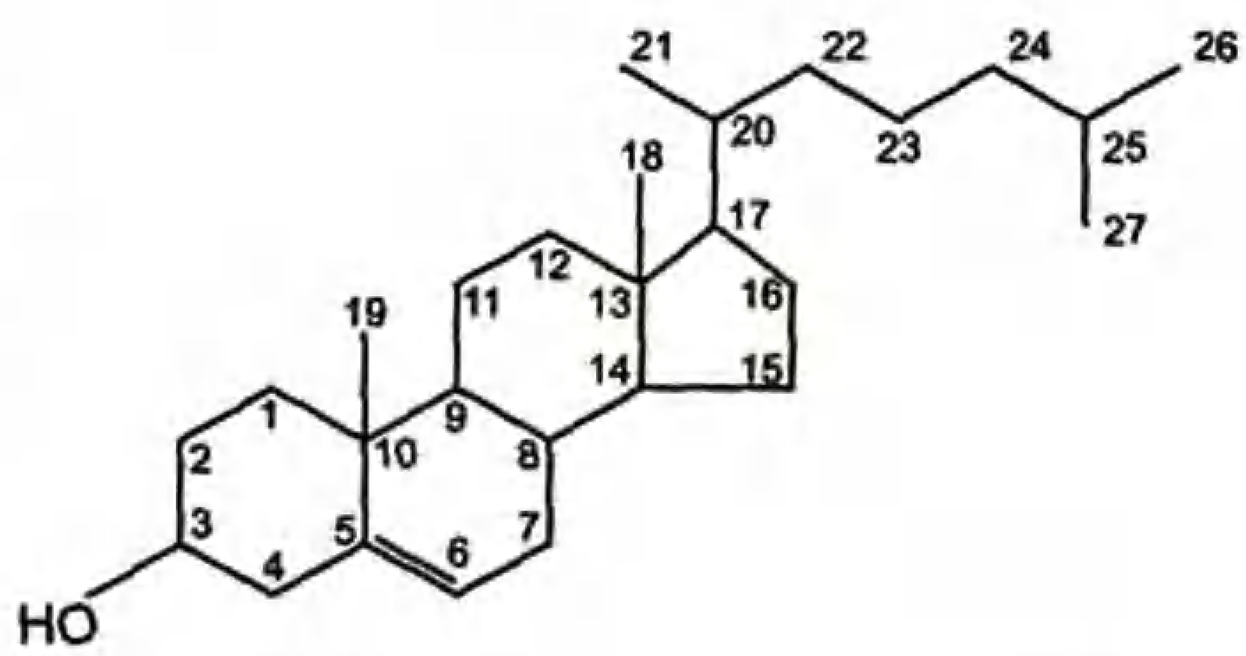


图1-15　胆固醇

1-12　胆固醇及其衍生物的结构式

中胆汁酸（bile acid），一些人体激素如与性别分化有关的性激素，与全身糖代谢或水盐代谢的调节有关的肾上腺皮质激素（cortin），都是类固醇化合物。

六、维生素

1-13　一些重要维生素的结构式

1-14　热点浅说：维生素营养的过去与现在

人体不能合成，必须从食物中取得，虽然需要量极少，但是生命活动所必需的多种有机小分子，统称为维生素（vitamine）。维生素的分子结构很庞杂，但是任何一种维生素缺乏都会引起各具特征的病征。事实上，人类正是从营养缺乏引起病征开始，逐个认识维生素。维生素按其溶解性质分为两大类：脂溶性维生素（维生素 A、D、E、K 等）和水溶性维生素（B 族和维生素 C 等）。

第三节　生物大分子

蛋白质、核酸和多糖是 3 类主要的生物大分子，它们在分子结构和生理功能上，差别很大，然而，在以下几个方面又显出共性：

① 在活细胞内，生物大分子和相应的生物小分子之间的互变，通常通过脱水缩合，或加水分解（图 1-16）。

② 蛋白质链（或称肽链）、核酸链和糖链都有方向性，尽管方向性的体现各不相同。

③ 蛋白质、核酸和多糖分子都有各具特征的高级结构，正确的高级结构是生物大分子执行其生物功能的必要前提。

④ 在活细胞内，3 类生物大分子密切配合，共同参与生命过程，甚至很多情况下形成生命活动必不可少的复合大分子，如核蛋白、糖蛋白。

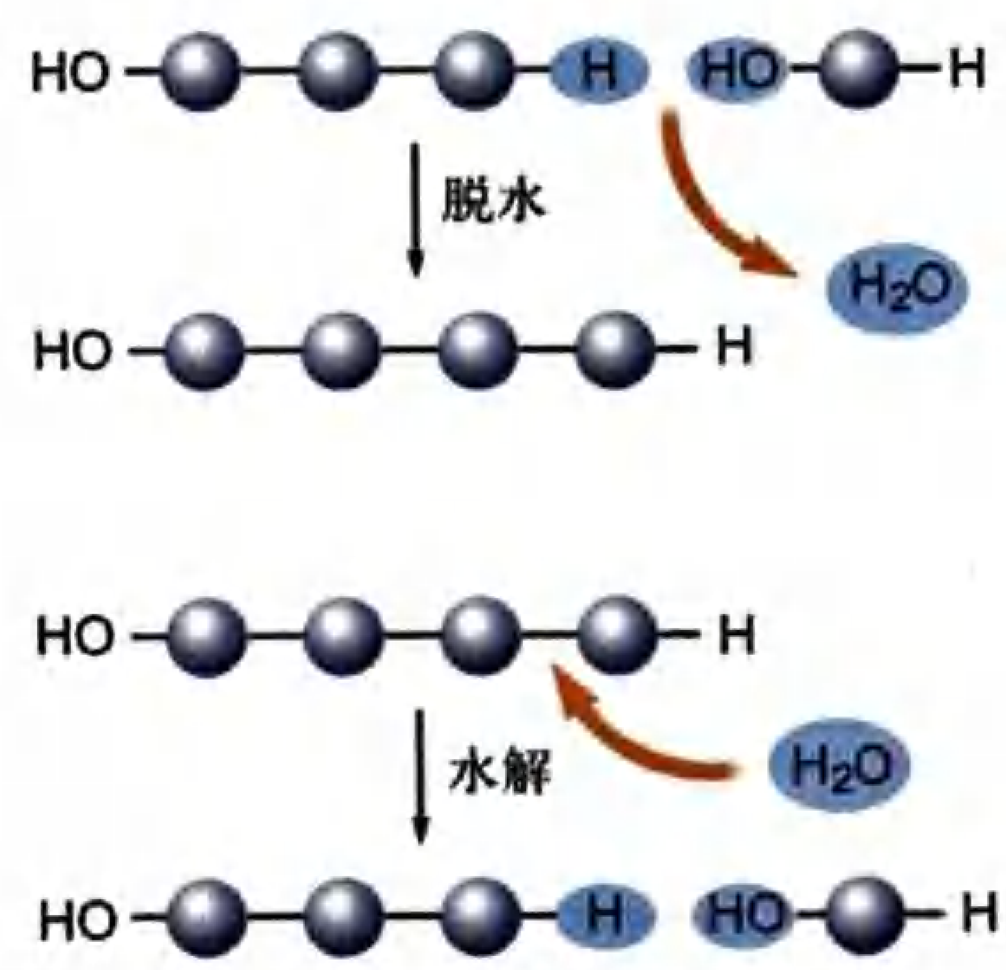


图1-16　生物小分子和生物大分子通过脱水和水解互变

一、蛋白质

1. 氨基酸通过肽键连接成蛋白质链（多肽链）

如图 1-17 所示，两个氨基酸分子之间通常是前一个氨基酸的 α－羧基与后一个氨基酸的 α－氨基之间脱水缩合，形成肽键（peptide bond）而连接起来。多个氨基酸可通过肽键形成长短不同的肽链（peptide chain），如二肽、三肽、四肽……通常把二肽至十肽称为寡肽（oligopeptide），十肽以上称多肽（polypeptide）。数十个或更多氨基酸残基组成的有确定构象的多肽，则称为蛋白质（protein）。

多肽链呈线性结构，没有分支。处于肽链两端的氨基酸残基，一端有一个未参与肽键的游离氨基，另一端有一个未参与肽键的游离羧基。所以，肽链两端具有不同的性质，分别称为 N 端（N-terminal，氨基端）和 C 端（C-terminal，羧基端），这就体现出肽链的方向性。蛋白质生物合成时，新生肽链由 N 端向 C 端发展。在书写一条肽链结构时，习惯上把 N 端写在左侧，C 端写在右侧。

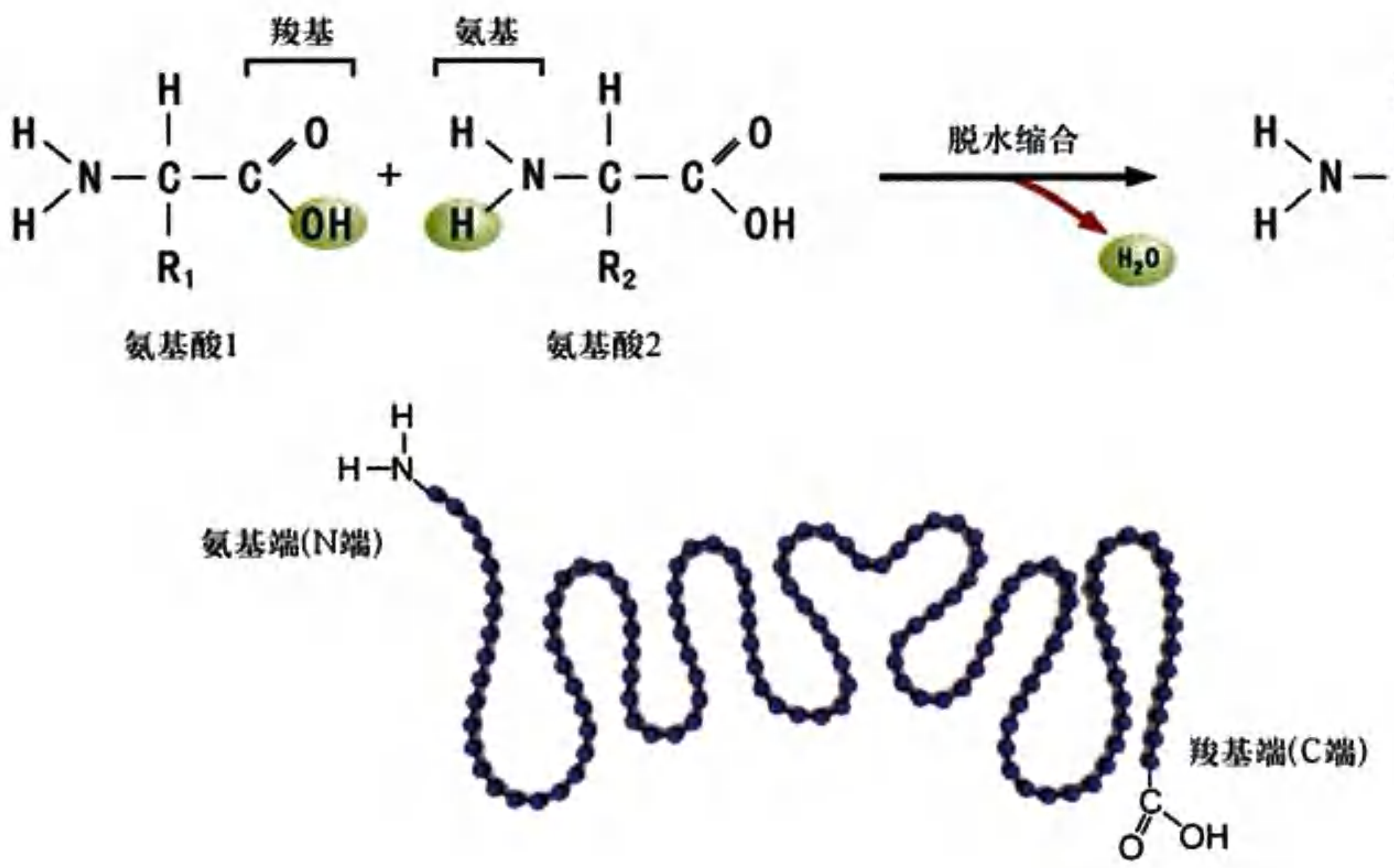


图1-17　肽键的形成和肽链的方向性

2. 蛋白质的一、二、三、四级结构

在水溶液中和在活细胞中，蛋白质链并不是杂乱的线团状，而是通过有序的盘绕折叠，形成具有特定立体形状的高级结构。下面介绍的蛋白质一级结构、二级结构、三级结构和四级结构，反映了蛋白质分子结构的不同层次和水平。

（1）蛋白质的一级结构就是氨基酸序列

从N端起直至C端，整条肽链中氨基酸残基的逐个排列次序通常称为“氨基酸序列”（amino acid sequence），也就是蛋白质的一级结构（primary structure）（图1-18）。显然，查明其氨基酸序列是研究某个蛋白质结构的起步和基础。解析氨基酸序列的实验方法很多，统称“测序技术”。现在，已有仪器——自动测序仪——可完成一段较长肽链的自动测序。

蛋白质的许多性质和功能，与其一级结构紧密关联。例如，测序表明，某个蛋白质一级结构中有一段疏水氨基酸残基较为集中的区域，很可能这段肽链就是该蛋白质镶嵌在生物膜中的一段，因为它比较易于与同样是疏水性质的生物膜相容。

（2）蛋白质的高级结构赋予蛋白质特定形状

邻近的几个或几十个氨基酸，经过一定程度的盘绕折叠，形成蛋白质的二级结构（secondary structure）（图1-18）。二级结构主要有两种模式，一种叫 α 螺旋（α-helix），另一种叫 β 折叠（β-sheet）。究竟出现哪种模式，决定于氨基酸序列：有一些情况下，靠近的若干个氨基酸残基，既不利于形成 α 螺旋又不利于形成 β 折叠，只好成为松散的环状（loop）。

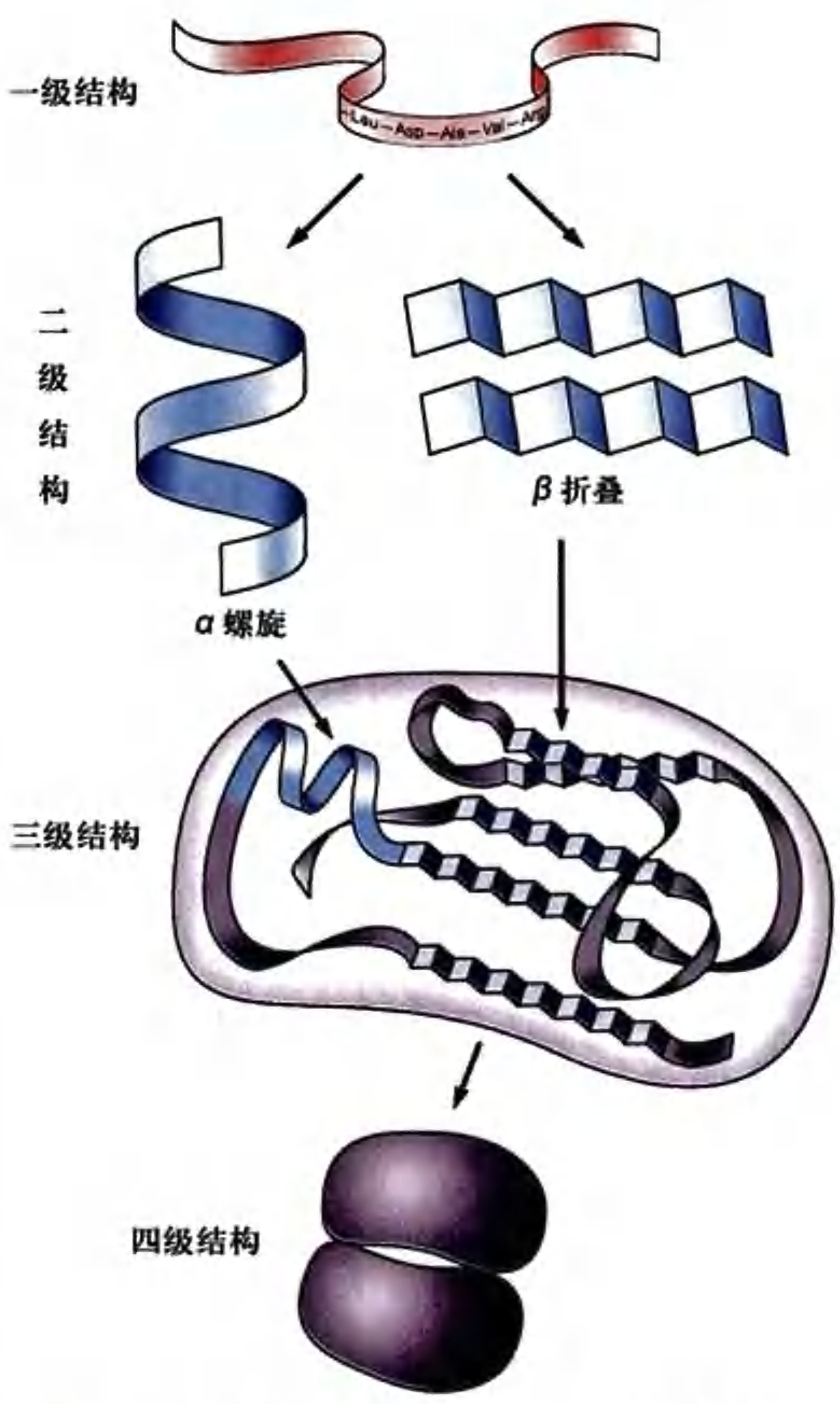


图1-18　蛋白质的一、二、三、四级结构

一条肽链在各个邻近区段形成二级结构的基础上，再进一步盘绕折叠，形成整体的结构形状；肽链内部各个氨基酸残基之间，各段二级结构单位之间呈现一定的空间布局，这就

是蛋白质的三级结构（tertiary structure）。

仅含一条肽链的蛋白质（如肌红蛋白）到三级结构为止。许多蛋白质由两条以上肽链组成，每条肽链应有其各自的一、二、三级结构；在此基础上，几条肽链之间还有一定的空间布局，形成各条肽链之间特定的立体关系，使整个蛋白质呈现出独特的立体形状，这就是蛋白质的四级结构（quaternary structure）。

如果再仔细一些，在二级结构和三级结构之间还可再区分出两个结构层次。少数二三个邻近的 α 螺旋和 β 折叠组成一个模体（motif）；较多几个邻近的二级结构还有可能形成结构域（domain）。模体不一定具备功能上的意义，结构域则通常与功能有关。

蛋白质分子的二、三、四级结构统称为蛋白质的高级结构。蛋白质的高级结构赋予蛋白质分子特定的外观形状，亦体现出内部基团之间的相互关系，直接关系着蛋白质的生物活性和生理功能。例如，呈椭圆形还是拳击手套形，哪个部位出现一条浅沟或深槽等。许多重要的生命过程，例如，精卵结合，信号传递，抗原－抗体反应等，都是以蛋白质－蛋白质分子之间、蛋白质与其他分子之间的相互识别和相互作用为基础的。分子之间的相互识别与作用，取决于由蛋白质分子高级结构所决定的分子构象（conformation）和形状。寻找相互作用的蛋白质，是现代分子生物学研究中的一条重要的思路。

1-15 热点浅说：双杂交技术——寻找专一地相互作用的蛋白质

（3）蛋白质的高级结构主要靠非共价键来保持稳定

作为蛋白质一级结构基础的肽键是共价键的一种，相当牢固。通常用浓度为 3 mol/L 的 HCl，经 100℃加热数小时，才能使肽键水解。而蛋白质分子中的高级结构——二、三、四级结构，主要靠非共价键（non-covalent bond）维系，才得以稳定。

表 1-3 列出生物大分子（包括蛋白质分子）中常见的非共价键，包括：氢键（hydrogen bond）（图 1-19）、离子键（ionic bond）、疏水键（hydrophobic bond）和范德华力（van der Waals force）等几种。它们的共同特点是：① 键的形成不是由于有共用电子对，而是源于各种形式引力的作用。② 键长都较共价键更长一些。③ 键的强度要弱得多，大约是共价键的 1/90。

二硫键：肽键的盘绕折叠可能使相距较远的两个半胱氨酸残基靠拢，两者侧链基团中的—SH 基有可能脱去 H，而形成二硫键（—S—S—），这是唯一参与蛋白质高级结构稳定的共价键。二硫键只出

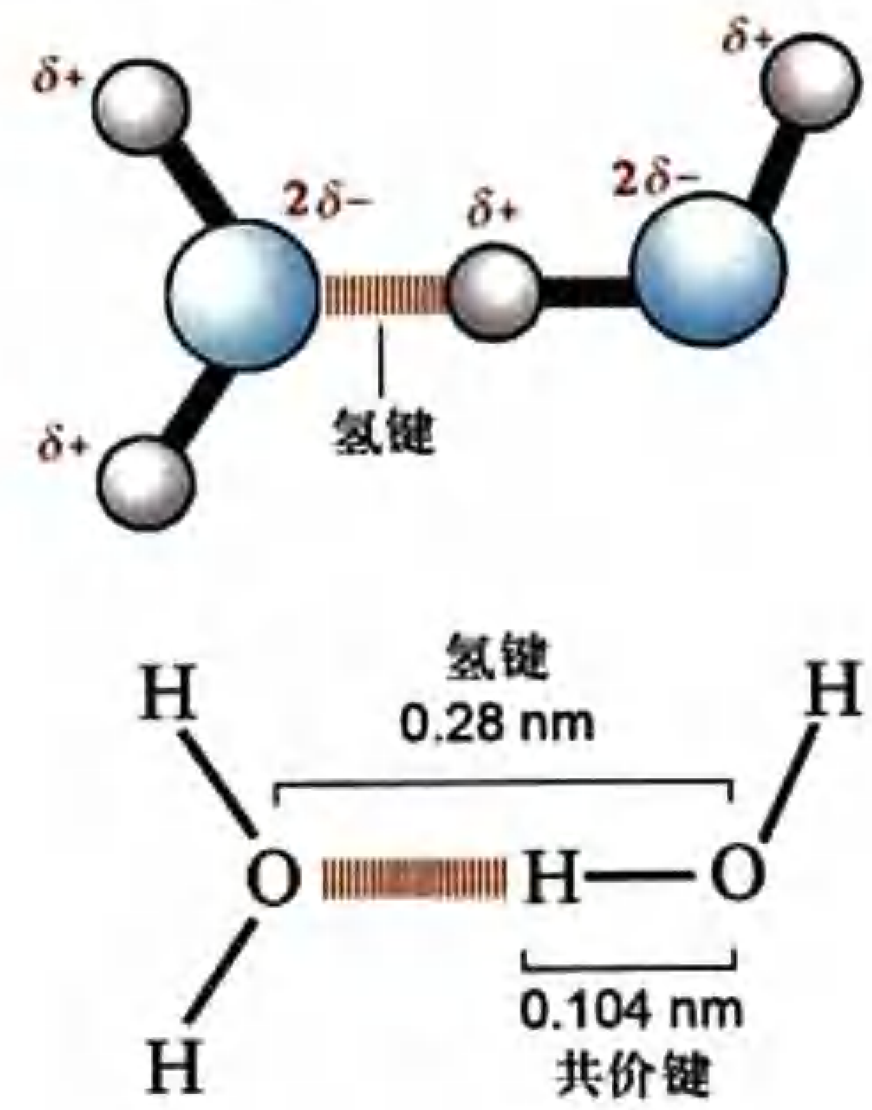


图1-19　氢键

表1-3　生物大分子中常见的非共价键

名称	键长 /nm	水中键强度 /（kJ · mol^{-1}）	键的形成
共价键	0.104	376.81	共用电子对
非共价键			
氢键	0.28	4.19	静电引力
离子键	0.25	12.56	静电引力
范德华力	0.35	0.42	引力
疏水键	?	?	周围水的斥力和疏水基团间引力

现于三、四级结构中，并且不是每一种蛋白质都出现二硫键（disulfide bond）。

（4）蛋白质分子高级结构的变化

非共价键的键强度很弱，必须要有相当多的非共价键同时起作用，才足以保持蛋白质高级结构的稳定。蛋白质分子高级结构的变化主要是非共价键的改变。

变构：蛋白质分子高级结构在生理条件下的可逆变化，称为变构（allosterism）。例如，某一个氨基酸残基的侧链上，结合上一个基团（如磷酸基或甲基），就可能改变该蛋白质分子内部的非共价键布阵，从而改变高级结构，当然也改变其生理活性；去掉结合上的基团，其高级结构和生理活性又可复原。这些情况在酶活性修饰和细胞信息传递中常常可以看到。

变性：如果在较为剧烈的物理或化学因素作用下，如加热到 60℃以上，或遇到强酸强碱，或受电离辐射照射，蛋白质高级结构可能会被破坏，随之，蛋白质的正常物理化学性质发生改变，生物学活性丧失。这就是蛋白质变性（denaturation）。鸡蛋清在沸水中凝固是最常见的蛋白质变性的例子。有人认为，衰老过程包含着体内许多蛋白质逐渐变性，使得功能逐渐失常。

1–16 蛋白质的变性和复性

有时候，除去蛋白质变性的因素，已经变性的蛋白质逐渐恢复原来的高级结构，又重新表现出该蛋白质的生物活性，这个过程称为蛋白质复性（renaturation）。

（5）蛋白质的一级结构——氨基酸序列——决定其高级结构

邻近的或较远的氨基酸残基的 R 侧链基团之间的相互作用，影响着整条肽链的盘绕折叠。对于一个含 200 个氨基酸残基的蛋白质来说，可能出现的一级结构总数大约是 $20^{200} \approx 1.6 \times 10^{260}$。这意味着，自然界中含 200 个氨基酸残基的蛋白质可能具有几乎是无穷种类的一级结构。实际上，每种蛋白质表现出的具有生物活性的高级结构，只有不多几种。只有在这几种情况下，该蛋白质的高级结构才是稳定的。在一定条件下，除去变性因子，变性蛋白质得以复性，被破坏的高级结构能够恢复，也说明，蛋白质的一级结构决定其高级结构。

二、核酸

1. 核苷酸之间通过磷酸二酯键连接成多核苷酸链

核苷酸之间的连接，通过前一个核苷酸的糖基中的 3′ 碳上—OH，与后一个核苷酸的 5′ 磷酸基形成酯键而完成。此处的磷酸基同时与前后两个糖基形成酯键，故称磷酸二酯键（phosphodiester bond）。依次连下去，形成多核苷酸链，即核酸大分子链（图 1–20）。

多核苷酸链两端的核苷酸残基有所不同，一端核苷酸残基的糖基，5′ 碳未参加到磷酸二酯键中去，称为 5′ 端（5′–terminal）；另一端核苷酸残基的糖基，3′ 碳未参加到磷酸二酯键中去，称为 3′ 端（3′–terminal）。5′ 端和 3′ 端的区分，体现出核苷酸链的方向性。在生物合成时，核苷酸链也是从 5′ 端向 3′ 端延展。书写时，习惯上将 5′ 端写在左侧，3′ 端写在右侧。

核酸大分子也有一级结构和高级结构之分。核酸的一级结构，就是线性多核苷酸链中 4 种不同核苷酸的排列次序，或称“核苷酸序列”。核酸的高级结构，DNA 和 RNA 差别很大，需分别阐述。

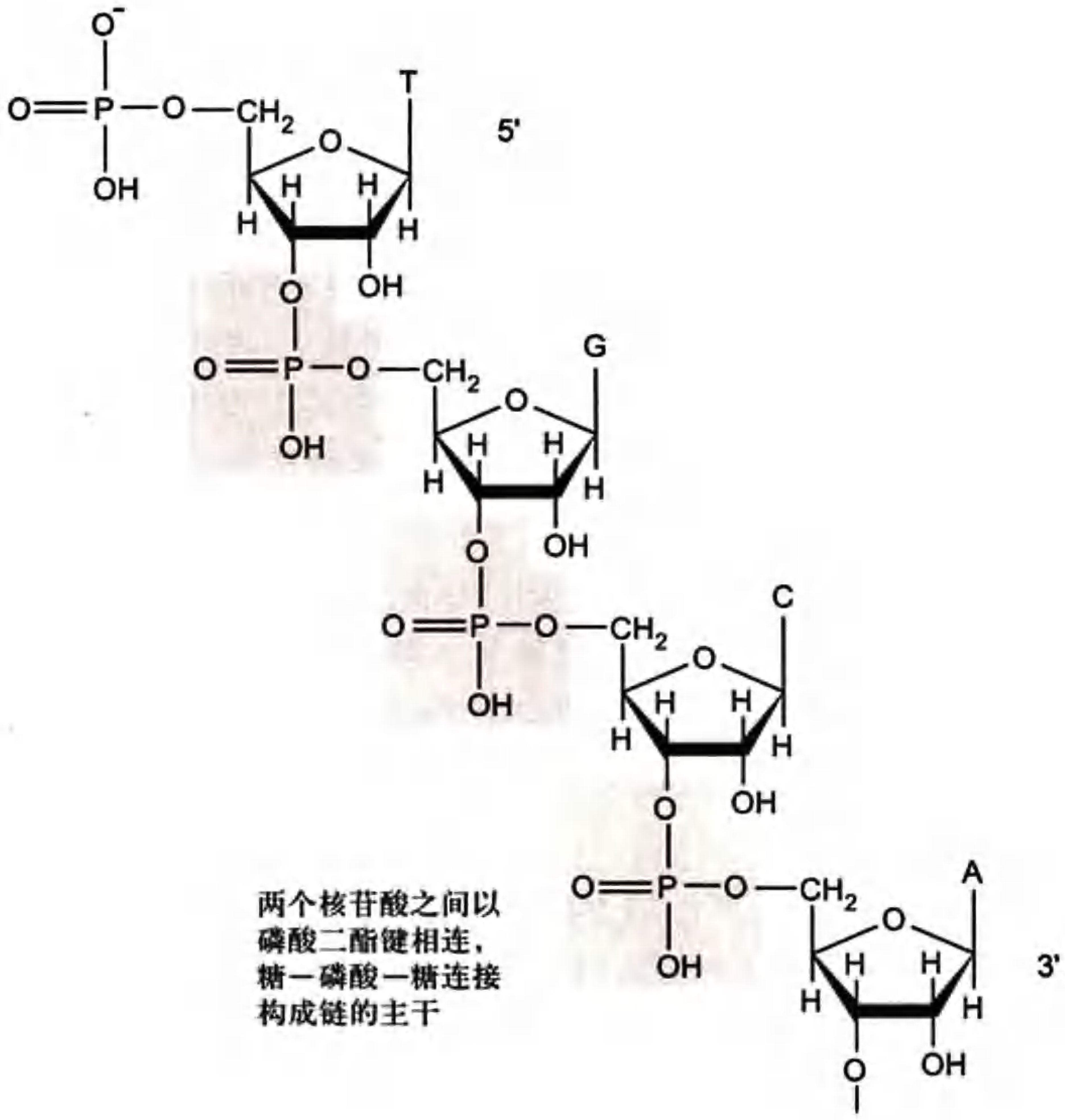


图1-20 多核苷酸链

2. DNA 大分子的高级结构和生物功能

20 世纪 50 年代初期，沃森（J. D. Watson）和克里克（F. Crick）共同提出 DNA 分子结构的双螺旋模型（double helix model），被认为是开创生命科学新纪元的里程碑（图 1-21）。双螺旋模型的要点如下：

① 两条反向平行的 DNA 多核苷酸链，围绕共同中轴，盘绕形成双螺旋结构。

② 双螺旋两条链的主干，是以磷酸二酯键相连的“糖基－磷酸基－糖基”长链。

③ 碱基位于两条链中间，碱基平面与螺旋轴相垂直，两条链的对应碱基之间，呈 A–T，G–C 配对关系。有 2 对或 3 对氢键存在于对应碱基之间，加固碱基的配对关系。

④ 这个双螺旋模型的基本数据包括：螺旋的直径为 2.0 nm，螺距为 3.4 nm，每个螺距中包含 10 个碱基对，所以，相邻两个碱基对平面之间的垂直距离为 0.34 nm。

一般认为双螺旋模型揭示了 DNA 分子的二级结构；在此基础上，DNA 分子更进一步盘绕折叠，形成三级结构的过程，需要好几种蛋白质参与帮助，这些将在后面谈到细胞染色质和染色体结构时介绍。

DNA 在生命过程中主要起着遗传信息载体的作用。记载在 DNA 分子的碱基序列中的遗传信息，通过 DNA 分子复制，准确地由上代传递给下代；同时，又可通过 RNA 做媒介，表达成为不同的蛋白质，执行各种生物功能，保证生命过程的运行。

3. RNA 大分子的高级结构和生物功能

核糖核酸（RNA）大分子不仅在分子内糖基和嘧啶碱基组成上，不同于 DNA；而且在大分子的高级结构和生物功能上，两者也有很大区别。细胞内 RNA 大分子有 3 种类型：

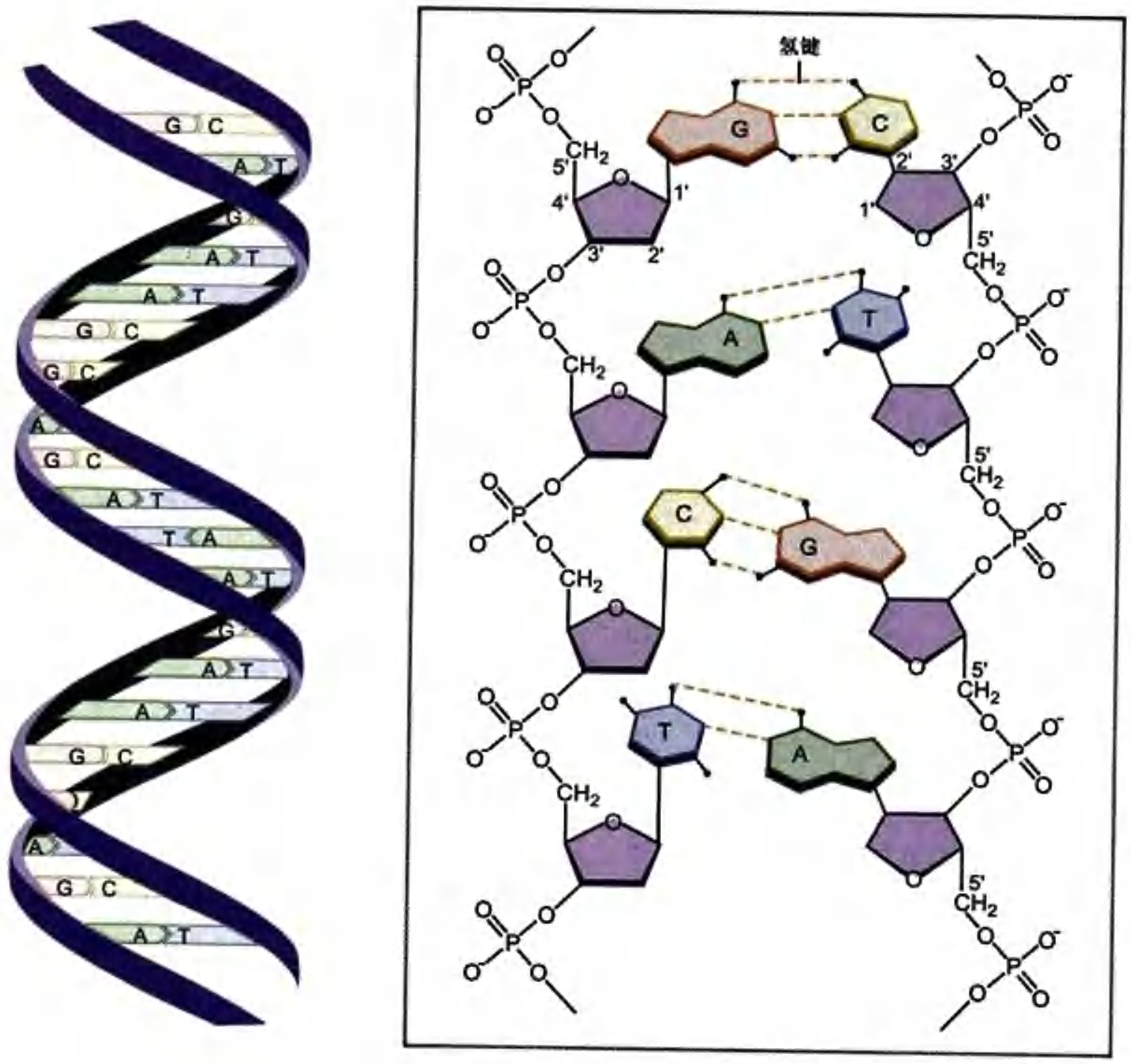


图1-21 DNA双螺旋模型

①mRNA（messenger RNA，信使RNA），作为蛋白质合成中的模板，负责把DNA中的遗传信息，转达为蛋白质分子中氨基酸序列。

②tRNA（transfer RNA，转移RNA），负责在蛋白质合成过程中将合适的氨基酸转移到合适的位置。tRNA的三叶草结构（cloverleaf secondary structure）（图1-22）常被作为RNA分子以局部配对为基础的二级结构的例子。

③rRNA（ribosome RNA，核糖体RNA），与蛋白质结合形成核糖体（ribosome），后者是蛋白质合成的“工厂”。具体过程将在后面介绍。

RNA大分子也具有以核苷酸序列为基础的一级结构。RNA大分子通常是以单链存在，可能存在局部的以碱基配对为基础的二级结构，还可进一步盘绕折叠形成高级结构。

4. 核酸大分子高级结构的变化

（1）变性和复性

核酸大分子的高级结构的稳定，主要也是靠非共价键。在加热等剧烈的物理化学因素作用下，也可因非共价键的破坏，导致核酸大分子变性，即核酸大分子的高级结构被破坏，而失去其生物活性。

对DNA大分子变性的研究较多。加热可使DNA变性，使双螺旋拆开成为两条DNA单链。温度降低时，两条DNA链有可能依赖其碱基配对关系，恢复为原来的双螺旋结构，称为复性。

（2）分子杂交

如果在复性时，溶液中还存在和单链DNA局部碱基序列有配对关系的一小段

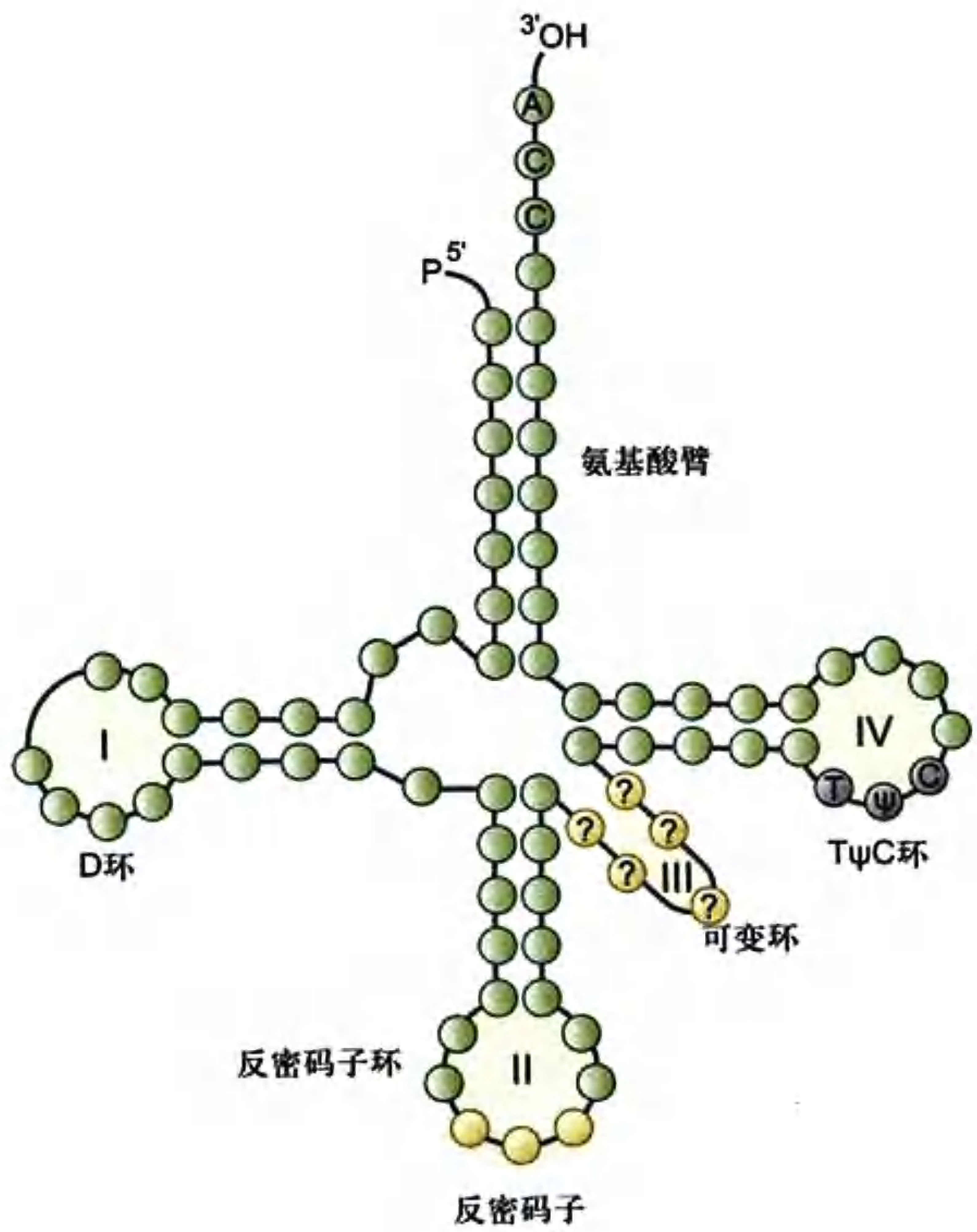


图1-22 tRNA分子的二级结构

RNA，这小段 RNA 有可能随着温度降低，结合到 DNA 分子中可配对的区段上去。这就是分子杂交（molecule hybridization）。分子杂交已被广为开发应用，成为名目繁多的分子生物学实验技术中的重要部分，在基因工程操作，乃至医疗诊断等许多方面大显身手。

1-17 热点浅说：印迹法和聚合酶链反应

三、多糖

1. 单糖通过糖苷键聚合起来

两个单糖联结时，通常是前一个单糖的半缩醛羟基与后一个单糖的某一个羟基脱水缩合，形成糖苷键，生成一个双糖（disaccharide）分子。其中蔗糖（sucrose）是人类生活中最常用的甜味剂，从甘蔗和甜菜中获得。还有几种重要的双糖，如母乳中的乳糖（lactose）等（图 1-23）。

1-18 甜味剂

2. 多糖链的结构、特性和生物功能

2 个至 10 多个单糖残基以糖苷键连接在一起，称为寡糖（oligosaccharide）。20 个以上单糖残基以糖苷键连接在一起，形成多糖（polysaccharide）。

多糖链亦具有方向性。多糖链的一端，其单糖残基保留着游离的半缩醛羟基（hemiacetal hydroxyl），具还原性，称还原端（reducing end）；另一端，其单糖残基的半缩醛羟基已参与形成糖苷键，不再具还原性，称非还原端（non-reducing end）。在书写糖链时，习惯上，把非还原端写在左侧，还原端写在右侧。

与不分支直线链的肽链或多核苷酸链不同，糖链可以有分支。这是因为作为基本构件的单糖往往有多个羟基。淀粉（starch）和糖原（glycogen）都是葡萄糖组成的多糖，天然淀粉中有 20% ～ 30% 为直链淀粉（amylose），无分支；70% ～ 80% 为支链淀

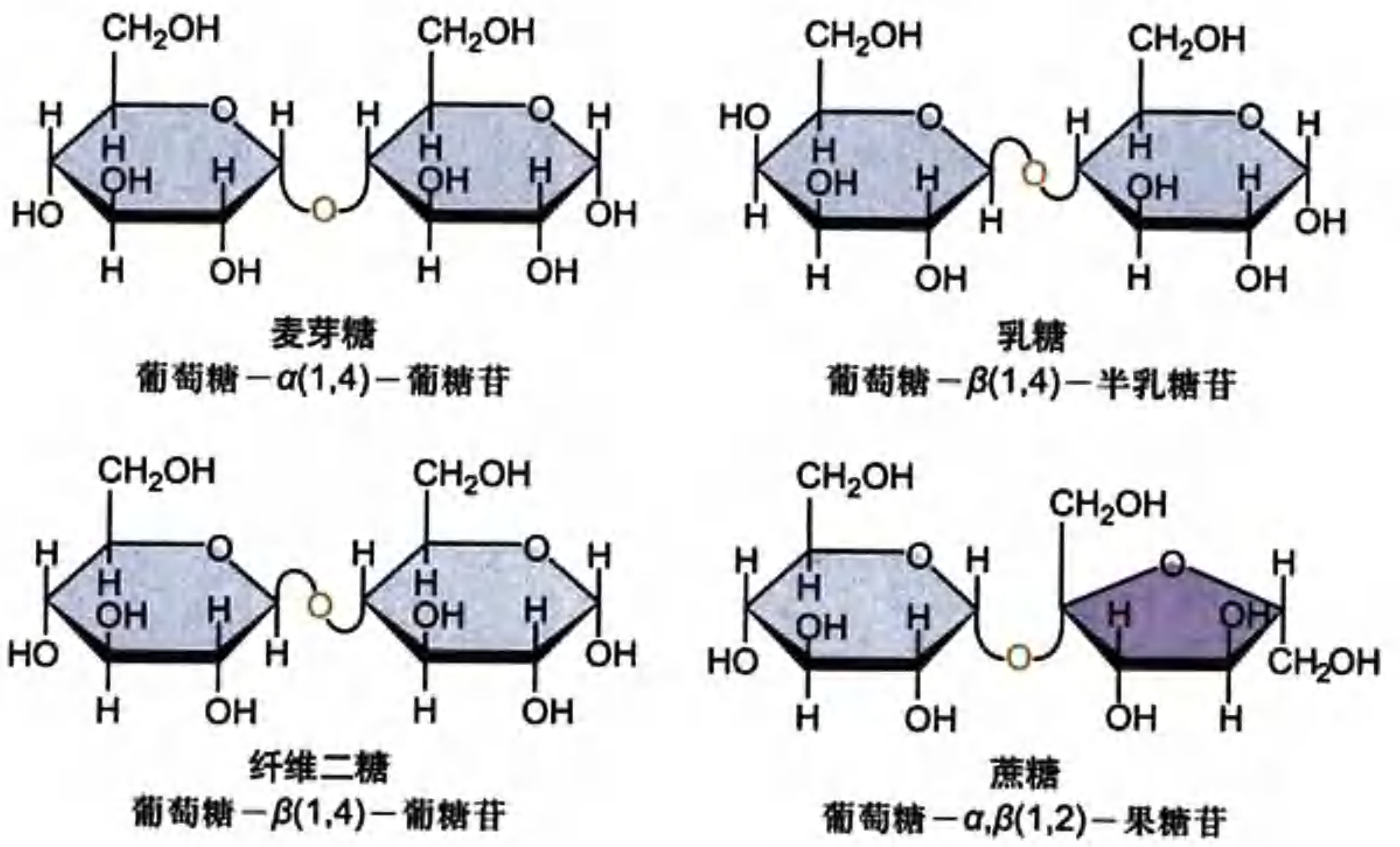


图1-23　4种双糖

粉（amylopectin），呈现树枝状分支。人体肝中的肝糖原，则分支更多。多糖也有一定的高级结构（图 1-24）。

多糖常常是生物体的能量贮备。谷物种子和马铃薯块茎中贮存的淀粉，供幼芽成长时使用。动物肝中的肝糖原、肌肉中的肌糖原供运动和饥饿时使用。

1-19　热点浅说：多糖宝库

多糖还常常起支持骨架的作用。植物细胞壁中的纤维素（cellulose）是由葡萄糖组成的多糖。昆虫和蟹虾等的甲壳中的甲壳素，又称几丁质（chitin），是由一种葡萄糖衍生物 *N*- 乙酰氨基葡萄糖（*N*-acetylglucosamine）所组成的多糖。

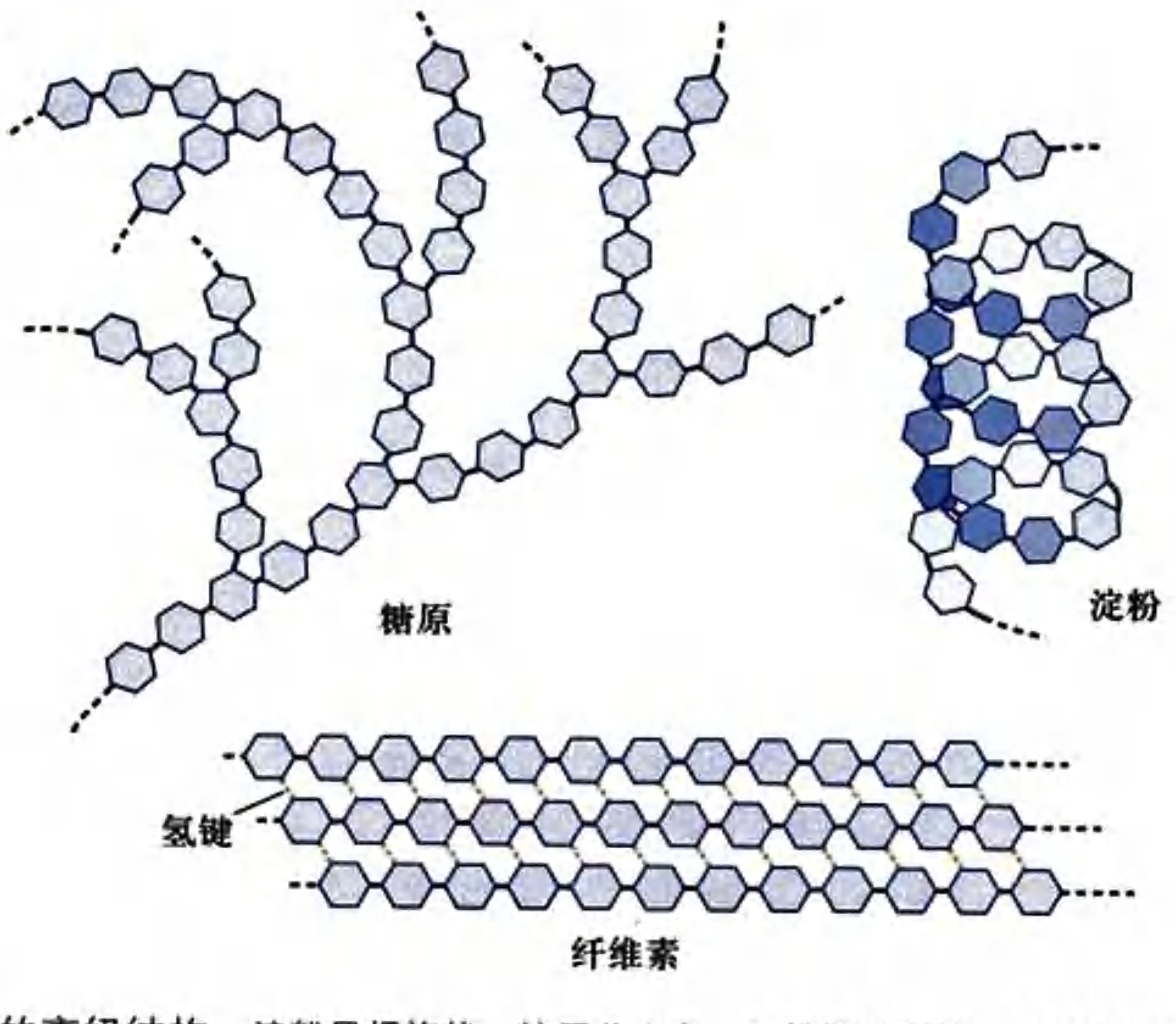


图1-24　3种多糖的高级结构　淀粉呈螺旋状；糖原分支多，呈松散毛刷状；纤维素长链间有许多氢键，呈紧密纤维状。

思考题

1. 从元素周期表上看，生物体的元素组成有何特点？
2. 什么是微量元素？试设计一组实验，证明某一种微量元素是人体健康所必需的。
3. 分析水对生命的重要意义。
4. 糖、脂、氨基酸和核苷酸，这 4 类生物小分子各有哪些分子结构或化学性质上的特征？
5. 举例说明 4 类生物小分子的衍生物在生命过程中的作用。
6. 举例说明生物小分子在工业、农业或医药上的应用价值。
7. 什么是必需氨基酸，什么是必需脂肪酸？
8. 试举出 3 种维生素，搜集整理其各方面资料（分子结构、化学特性、营养缺乏病征、食物来源等等）。
9. 蛋白质、核酸和多糖 3 类生物大分子中，连接单体的各是什么样的化学键？
10. 什么是生物大分子的高级结构？
11. 简述蛋白质变性和蛋白质水解的差别。
12. 简述 DNA 双螺旋模型的要点。
13. 简述 3 类生物大分子在生命过程中各有哪些重要功能。

推荐阅读材料

王镜岩，朱圣庚，徐长法．生物化学 上册 [M]. 3 版．北京：高等教育出版社，2002.

Berg J M，et al. Biochemistry [M]. 5th ed. New York: W. H. Freeman and Company，2002.

第二章 细胞的形态结构与新陈代谢

第一节 细胞的形态结构

一、两类细胞——原核细胞和真核细胞

生命世界中形形色色的各种细胞，总体来讲，可以分为两大类：原核细胞（prokaryotic cell）和真核细胞（eukaryotic cell）。原核细胞没有细胞核，只有拟核区；真核细胞中有核膜包着的细胞核，还有多种细胞器。

细菌、蓝细菌、放线菌等称为原核生物，它们的细胞属原核细胞。原核生物都是单细胞生物，放线菌虽然是分支丝状，但是菌丝内无间隔，所以仍是单细胞的。真菌（包括霉菌和酵母）、植物和动物等称为真核生物，它们的细胞属真核细胞。真核生物里有单细胞生物，例如，酵母和原生动物，还有多细胞生物，包括我们肉眼可见的绝大多数动物和植物。

二、生物膜

1. 生物膜的组成和结构

无论原核细胞还是真核细胞，外面都有细胞膜（又称原生质膜）包着。真核细胞里面还有细胞器，细胞器亦由细胞器的膜包着。细胞膜和细胞器膜在结构成分上大同小异，统称生物膜（biological membrane）（参见图 1–13）。

生物膜的厚度为 4 ～ 7 nm。生物膜的重要成分有脂质、蛋白质和糖。脂质分子大多为甘油磷脂和鞘脂；真核细胞的膜中还有少量胆固醇。生物膜中蛋白质的含量变化很大：神经髓鞘的膜中，蛋白质仅占 18%；可是线粒体内膜中，蛋白质却占 75%。原生质膜成分中还有糖类，多半以寡糖链形式结合在蛋白质或脂质分子上，形成糖蛋白或糖脂。

20 世纪 70 年代提出的流动镶嵌模型（fluid mosaic model）概括了生物膜的结构特征，得到广泛认可，大致内容如下：

（1）脂双层形成框架

生物膜的基本框架是甘油磷脂和鞘脂所形成的脂双层。前已述及，甘油磷脂和鞘脂都有相似的分子特征：具有“一个极性的头”和“两条非极性的尾巴”。在水环境中，由于水分子对“非极性尾巴”的排斥，以及对“极性头”的吸引，这样的分子会自发

地形成脂双层泡：两层这样的脂质分子拼在一起，它们的非极性尾巴相互靠拢，一层脂分子的“极性头”朝外，朝向周围的水环境，另一层脂分子的“极性头”朝内，朝向泡内的水环境。

（2）蛋白质镶嵌其中

蛋白质镶嵌或挂靠在脂双层框架中。一部分蛋白质偏向膜外侧，一部分蛋白质偏向膜内侧，更多的蛋白质穿膜而过。估计整个细胞中有 20% ～ 25% 的蛋白质与生物膜的结构相联系。

（3）脂分子和蛋白质分子均具有动态特征

就脂质分子来说，在单层膜中的“横向”运动相当频繁，从这一层“翻筋斗”转入另一层的运动则较少发生。分子的运动和生物膜的功能紧密相关。例如，在胞外信号分子作用下，细胞膜中的受体蛋白质可以靠拢，形成二聚体，或者可以聚集到细胞的一端，称为“戴帽”。

近年来，在对生物膜的深入研究基础上，又陆续提出一些新的假说，如脂筏模型等，对流动镶嵌模型加以补充和发展。

2. 生物膜的功能

2-1 热点浅说：膜片钳

生物膜在细胞的生命活动中担负着极为重要的功能，例如，细胞与外界的物质交换和信息交流，都要通过生物膜来进行。生物膜中的蛋白质，有的作为离子通道，有的作为信号受体，以各种方式参与到繁忙的代谢活动中来。

三、原核细胞的形态结构

原核细胞，以大肠杆菌为例，其细胞的形态结构比较简单，将在本书第六章中介绍。

四、真核细胞的形态结构

在几大类真核生物中，酵母和霉菌统称真菌，将在本书第六章中介绍。下面着重介绍动、植物细胞的形态结构。

整体看来，动、植物细胞大同小异。动、植物细胞（图 2-1）都有细胞膜，膜内是

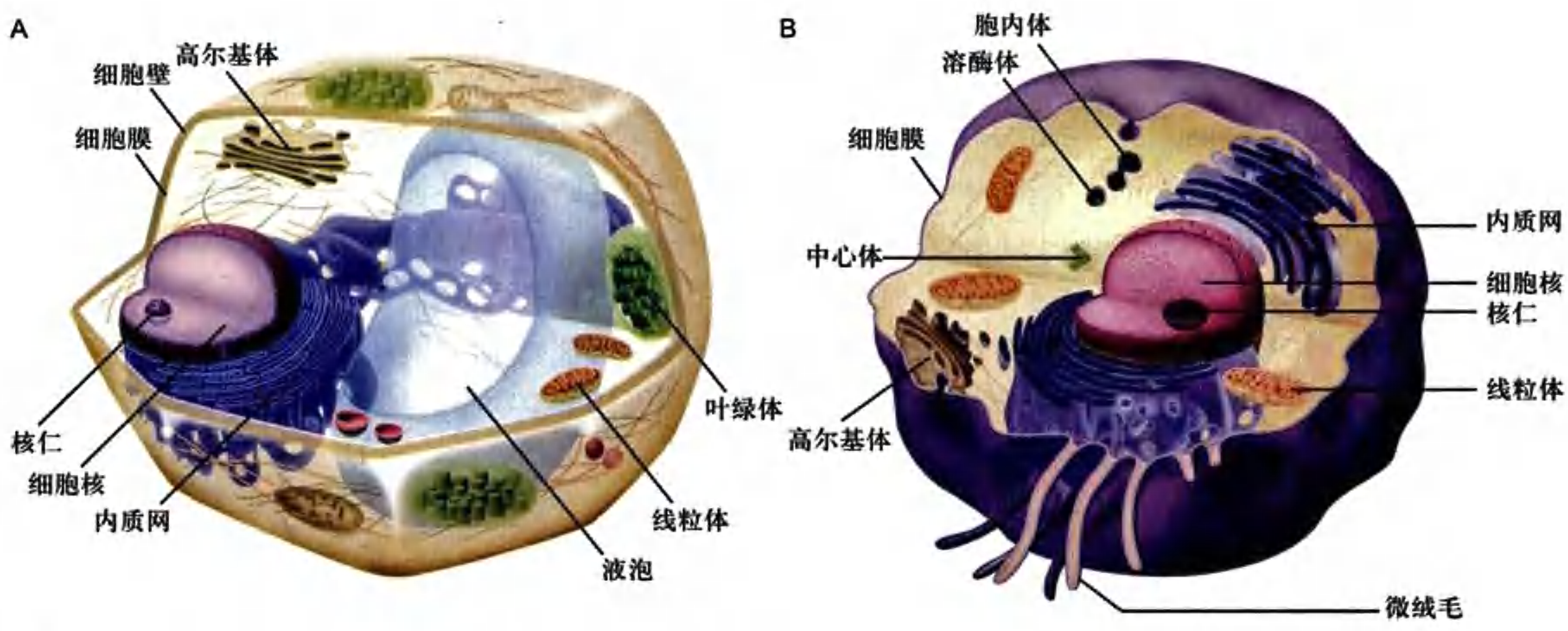


图2-1 动、植物细胞 A. 植物细胞模式图。B. 动物细胞模式图。

细胞核与细胞质，各种各样以生物膜包围而成的细胞器，分布在细胞质中。主要差别在于植物细胞有细胞壁、叶绿体和中央液泡，动物细胞中没有这些结构。

（一）细胞核是细胞的遗传控制中心

1. 核被膜

细胞核由两层生物膜围绕而成，称为细胞核被膜（nuclear envelope）。核被膜上分布着一些小孔，以利于核内和原生质之间的物质交流，称为核孔（nuclear pore）（图2-2）。

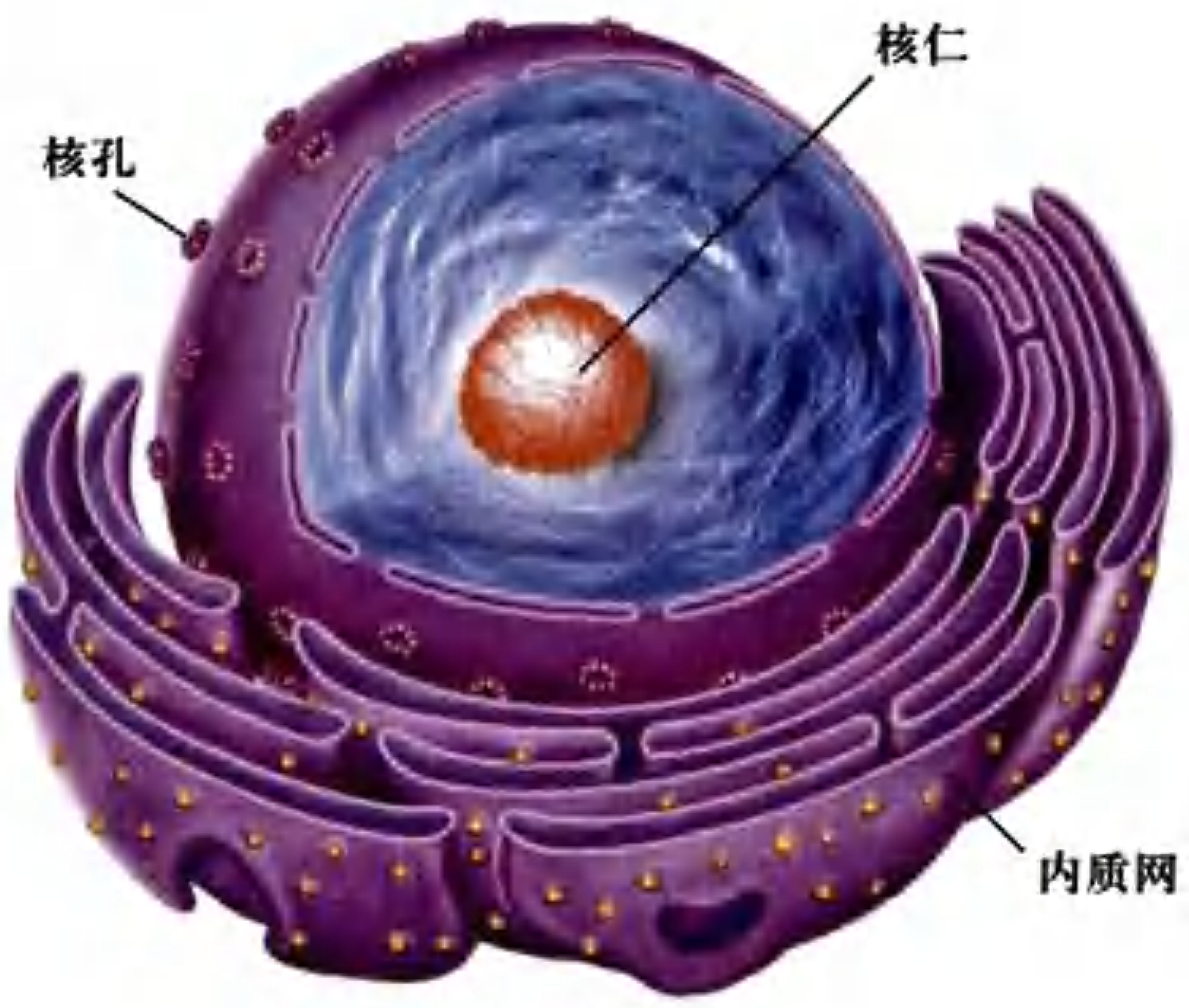


图2-2 细胞核和内质网

2. 染色体和染色质

细胞核内除了DNA外，还有蛋白质和RNA。细胞分裂时，DNA高度折叠包装形成光镜下就可以观察到的一条条染色体（chromosome）。处在分裂间期的细胞中，细胞核内看不见染色体，DNA以折叠程度低得多的形式存在，称为染色质（chromatin）（参见第三章）。

3. 核仁

处于分裂间期的细胞核中，用光镜可以看到圆形或椭圆形的核仁（nucleolus）。人细胞有一个核仁，非洲爪蟾有两个核仁。核仁是核糖体RNA（rRNA）合成集中的地方。合成出来的多种rRNA和多种蛋白质，在细胞质中结合组装形成核糖体颗粒。

（二）内质网系统担负合成代谢和其他功能

内质网系统（endoplasmic reticulum system）紧挨着细胞核被膜外侧，是由生物膜折叠包围而成（图2-2，图2-3），从而区分出膜内的内质网内腔和膜外的细胞质，两个不同的几何空间。

一部分内质网呈片状，并在细胞质一侧的膜表面上结合着众多核糖体颗粒，称为糙面内质网（rough endoplasmic reticulum, RER）。核糖体上刚开始合成的肽链，穿过膜进入内质网内腔，核糖体颗粒则附在内质网膜外侧。在内腔中肽链继续延伸合成直至完成，同时还接受共价修饰（如加上糖基等），并折叠形成高级结构。进入内质网腔的，是将分泌到胞外或补充到细胞膜上去的蛋白质。那些将会留存在细胞内的蛋白质，它们的合成过程无须经过内质网，直接由核糖体在细胞质中进行。

另一部分内质网呈管状，没有核糖体颗粒附着在膜外表面，称为光面内质网（smooth endoplasmic reticulum，SER）。在不同种类细胞中，光面内质网执行多种不同的功能。

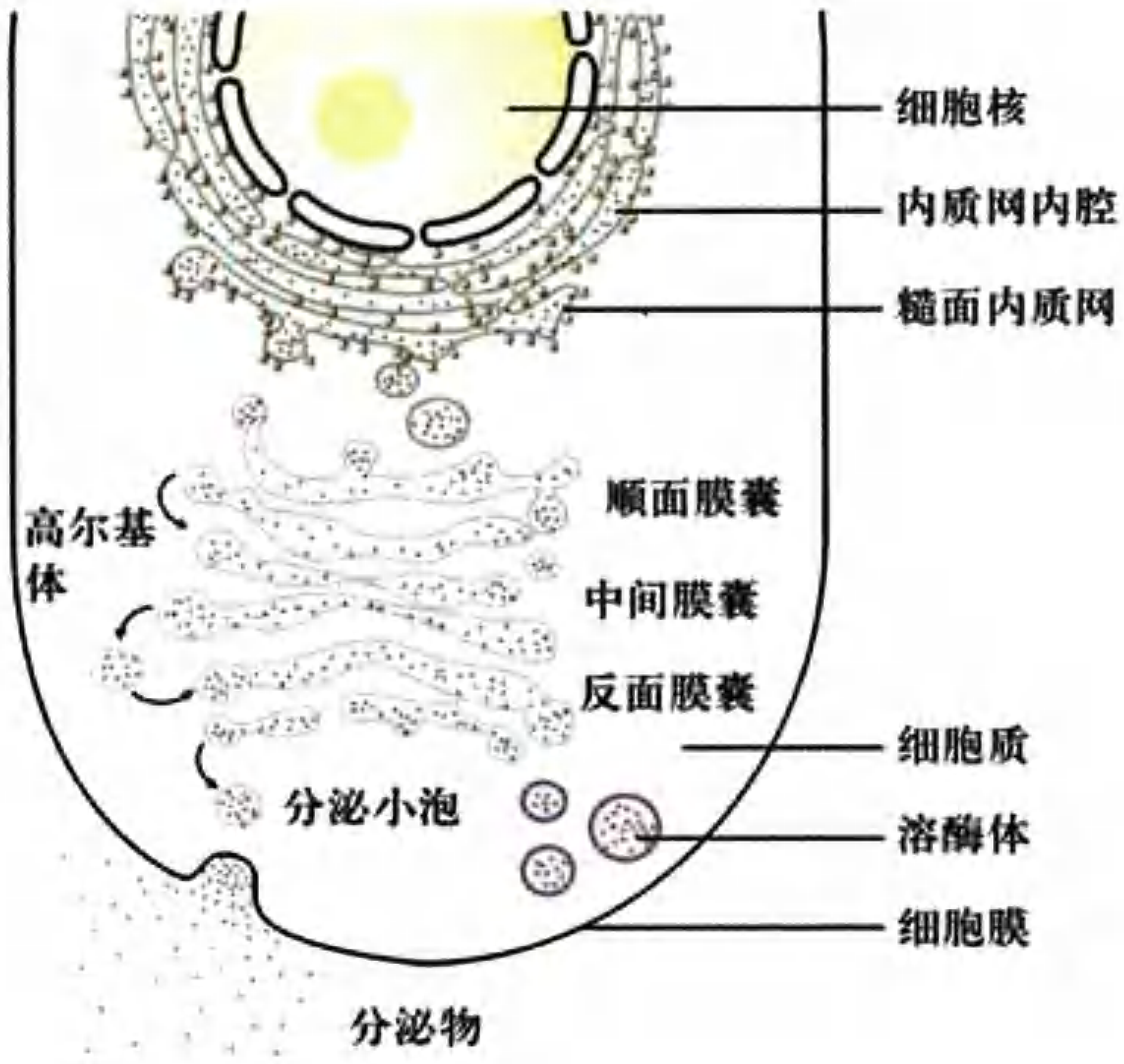


图2-3　内质网、高尔基体和溶酶体

在与脂代谢有关的细胞中，光面内质网中合成中性脂肪或磷脂；在肾上腺细胞或性腺细胞中，光面内质网中合成类固醇激素；在肌细胞中，光面内质网贮钙并参与钙代谢调节；在肝细胞中，光面内质网参与糖代谢、脂代谢和解毒功能；经常接触巴比妥等药物的肝细胞，细胞内光面内质网的数量，以及内质网内解毒酶类的数量都明显增加。总之，光面内质网膜的内侧，结合着丰富的各种酶类。

（三）高尔基体完成分泌蛋白质的最后加工和折叠

高尔基体（Golgi apparatus）以它的发现者意大利生物学家高尔基的名字命名，是由离细胞核较远的一组片状囊泡聚集组成（图 2-3）。又可进一步区分，把位置和功能上离内质网近的部位，称为顺面膜囊（cis Golgi），把位置和功能上离细胞膜近的部位，称为反面膜囊（trans Golgi），两者之间称为中间膜囊（medial Golgi）。

从内质网不断运来一些膜泡，抵达后与高尔基体膜融合，使内含物进入高尔基体腔内。在腔内，新合成的蛋白质继续完成肽链的修饰和折叠。高尔基体中还合成一些分泌到胞外去的多糖和修饰细胞膜的材料。

高尔基体片状囊泡之间亦有膜泡负责沟通和运输。靠近细胞膜的高尔基体囊泡上陆续断裂下一些膜泡，把内含物运至细胞膜，抵达并与细胞膜融合后，其内含物如蛋白质、多糖等，便被分泌到胞外。而膜泡的膜成分包括结合在膜上的蛋白质便补充扩增到细胞膜中去。

实际上，细胞膜是处在不断地减少和补充的动态过程中。发生在细胞表面的胞饮和吞噬过程，都使一部分细胞膜随内吞膜泡进入胞内；另外，细胞生长也要求细胞膜表面积扩大。所以，细胞膜需要不断地从来自高尔基体的膜泡得到补充和扩增。

（四）溶酶体消化分解食物或废物

溶酶体（lysosome）是由生物膜围成的大小不一的球状囊泡（图 2-3）。较小的囊泡里面包含刚合成出来的众多水解酶类，多达 40 多种，称初级溶酶体。较大的囊泡中，除了水解酶类外，还有从胞外吞进来的食物，或者来自胞内的失去功能的细胞组分碎片，称次级溶酶体。无论是食物还是胞内废弃物，经众多水解酶水解，有用的小分子被细胞吸收重新利用，无用的渣滓则被排出胞外。所以，溶酶体起着食物消化吸收和垃圾处理的作用。

（五）线粒体与能量代谢关系很大

线粒体（mitochondria）由两层生物膜围成（图2-4）。这一点与细胞核还有植物细胞特有的质体相似。线粒体的内膜非常发达，出现许多折叠，称为嵴（cristae），内膜中有丰富的酶和蛋白质，担负着重要的生物功能。这样，线粒体的两层膜分隔出3个几何空间：内膜里面的空间称为基质（matrix），外膜与内膜之间，称膜间隙（intermembrane space），外膜的外面就是胞质溶胶（cytosol）。

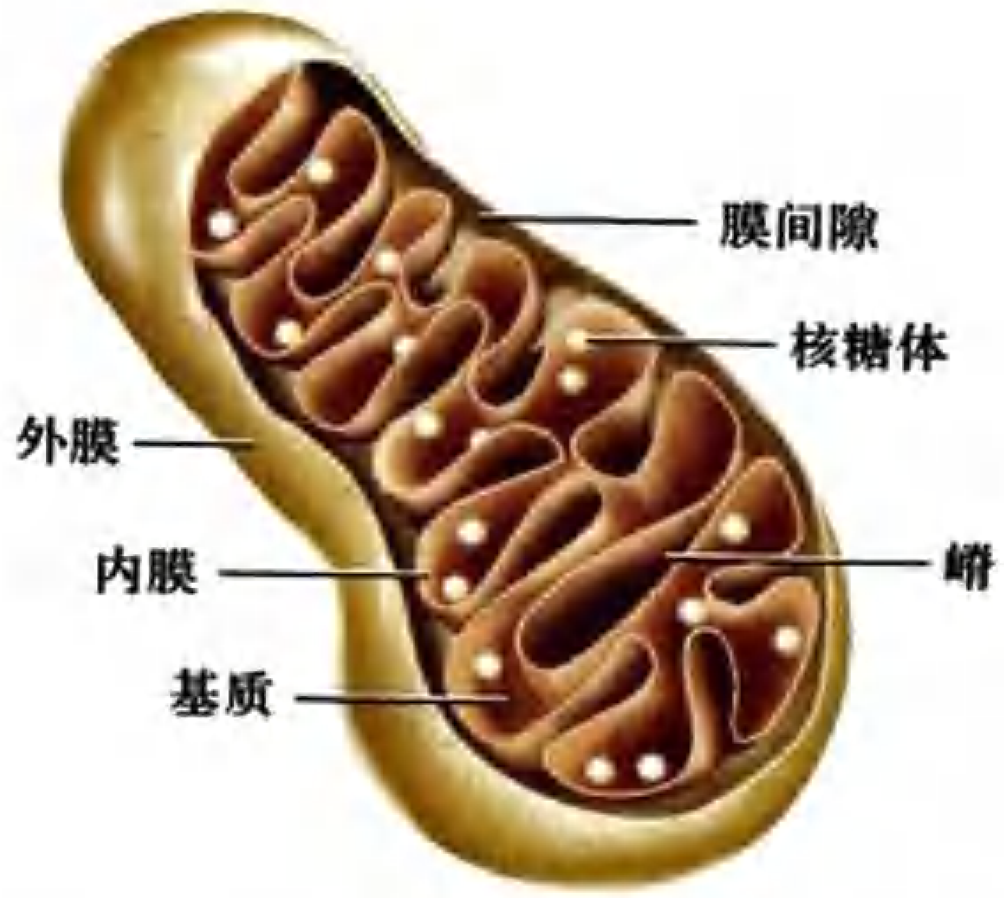


图2-4　线粒体

线粒体是细胞进行氧化呼吸，产生能量的地方。与生物小分子氧化分解有关的两条代谢途径，三羧酸循环和电子传递途径，其相关的酶与蛋白质都位于线粒体内膜上；与脂肪酸分解代谢相关的酶，也在线粒体内。

值得注意的是，线粒体还有自己的DNA和核糖体，位于基质里，构成线粒体独有的遗传信息和蛋白质合成系统。线粒体所有的蛋白质中，由线粒体自身DNA编码的，约占10%。这一点，再加上线粒体双层膜结构，形成有关线粒体起源的“内共生说”（endosymbiont hypothesis）的主要论据。“内共生说”认为，最早是外来原核细胞入侵，长期“共生”变成真核细胞的一部分——线粒体。

（六）质体只存在于植物细胞中

质体（plastid）分白色体（leucoplast）和有色体（chromoplast）两种。白色体主要存在于分生组织和不见光的细胞中，内含淀粉、蛋白质和油类，起着贮存库的作用。有色体中含有各种色素。存在于绿叶中的有色体，含有叶绿素，称为叶绿体（chloroplast）；存在于花、果实等处的有色体，则含有类胡萝卜素、番茄红素等其他色素。

叶绿体有两层膜。在内膜里的基质内，有许多扁平状的类囊体（thylakoid）。多个类囊体叠在一起称为基粒（granum）。所以，叶绿体内部被分隔成3个层次的空间，除了内外膜之间的膜间隙和内膜里的叶绿体基质（chloroplast matrix）外，还有类囊体膜内的类囊体腔（thylakoid space）。叶绿素位于类囊体中（图2-5）。

叶绿体也有自己的DNA和核糖体，也能合成一部分叶绿体蛋白。

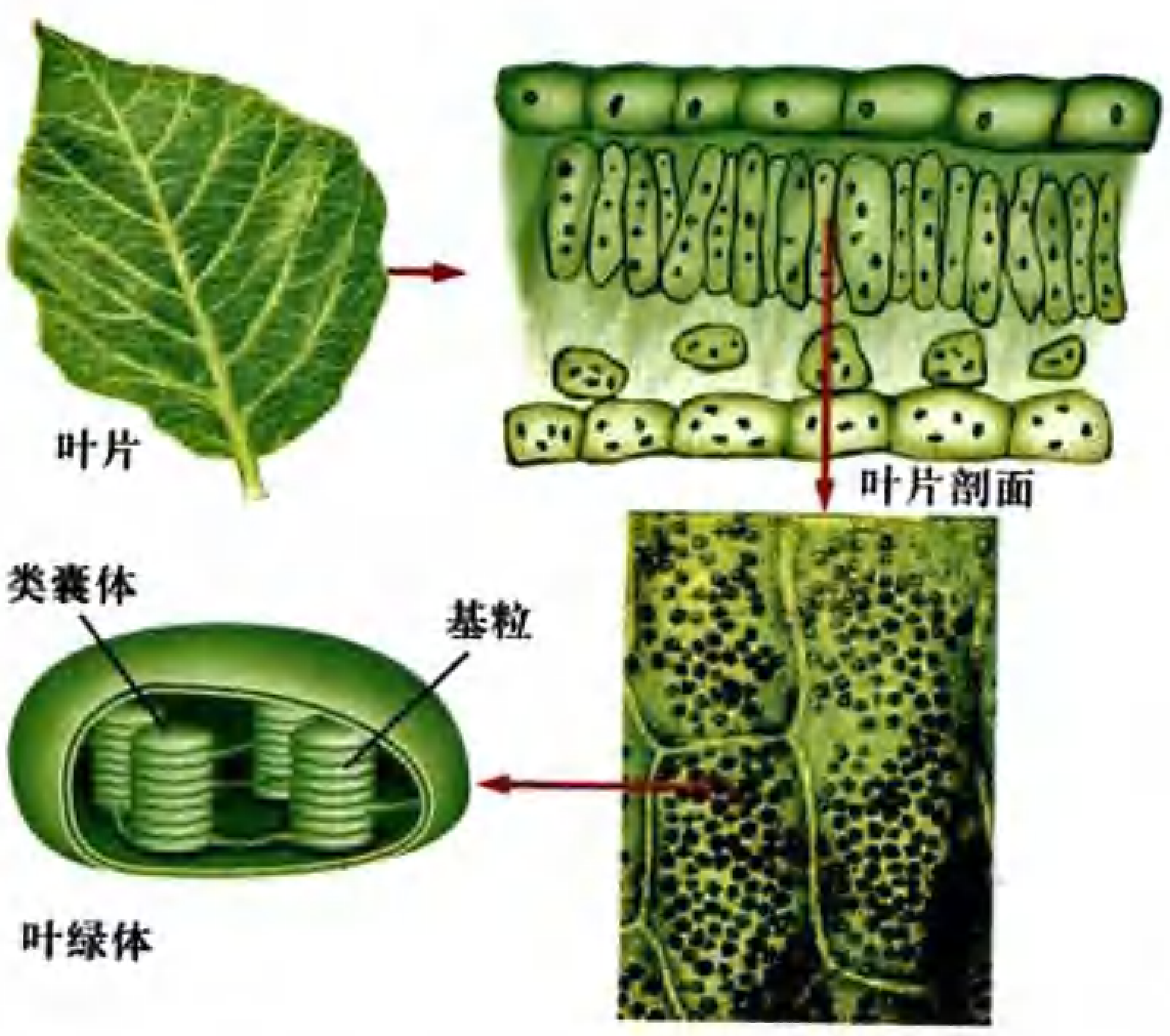


图2-5　叶绿体

（七）其他细胞器

真核细胞中，除以上介绍的几种主要细胞器外，还有一些较小的、功能各异的细胞器。包括：众多由单层膜围成的泡状小体，统称微体（microbody）。微体中含有不同的酶群，执行不同的功能。过氧化物酶体（peroxisome）就是微体的一种。细胞中 20% 脂肪酸在过氧化物酶体中被分解。分解中产生 H_2O_2，一部分 H_2O_2 就在过氧化物酶体中被酶解，还有一部分 H_2O_2 被用于氧化胞内代谢中产生的酚、酸、醛、醇等有害废物，起着排毒作用。

植物细胞中还有液泡（vacuole），由单层膜围成。液泡中的水溶液里，有无机盐、氨基酸、糖类以及一些色素等小分子。液泡的渗透压较高，使整个植物细胞处于吸胀饱满状态。一些代谢废物常以结晶状态贮集于液泡中。动物细胞没有液泡，但是，单细胞原生动物中有一种伸缩泡，也可看做是液泡的一种。

（八）细胞质和细胞骨架均有重要功能

细胞内除了细胞核和各种细胞器外的空间，统称细胞质（cytoplasm）。有的教科书中把细胞核以外部分，统称为细胞质。

细胞质基质里，基本上是蛋白质溶液，又称胞质溶胶（cytosol）。胞质溶胶中的众多蛋白质成分里，相当一部分是酶蛋白。一部分酶构成完整的代谢途径，例如，糖酵解途径、脂肪酸合成途径等。

胞质溶胶中还有核糖体（ribosome）颗粒，直径约为 25 nm，在电镜下可见。真核细胞核糖体相对分子质量较大，为 4.8×10^6，离心沉淀系数为 80*S*；原核细胞核糖体相对分子质量较小，为 2.5×10^6，离心沉淀系数为 70*S*。核糖体在蛋白质合成中起重要作用。

细胞骨架（cytoskeleton）是真核细胞中的蛋白纤维网架体系，细胞质和细胞核中都有。细胞质中的细胞骨架有：微丝（microfilament）、微管（microtubule）和中间纤维（intermediate filament）等（图 2-6）。细胞核中的细胞骨架有：核骨架（nucleoskeleton）或称核基质（nuclear matrix）和核纤层（nuclear lamina）等。在有的著作中，细胞骨架体系还包括细胞膜骨架和胞外基质中的蛋白纤维成分。总之，各种骨架是相互联系的，形成协调的骨架体系。

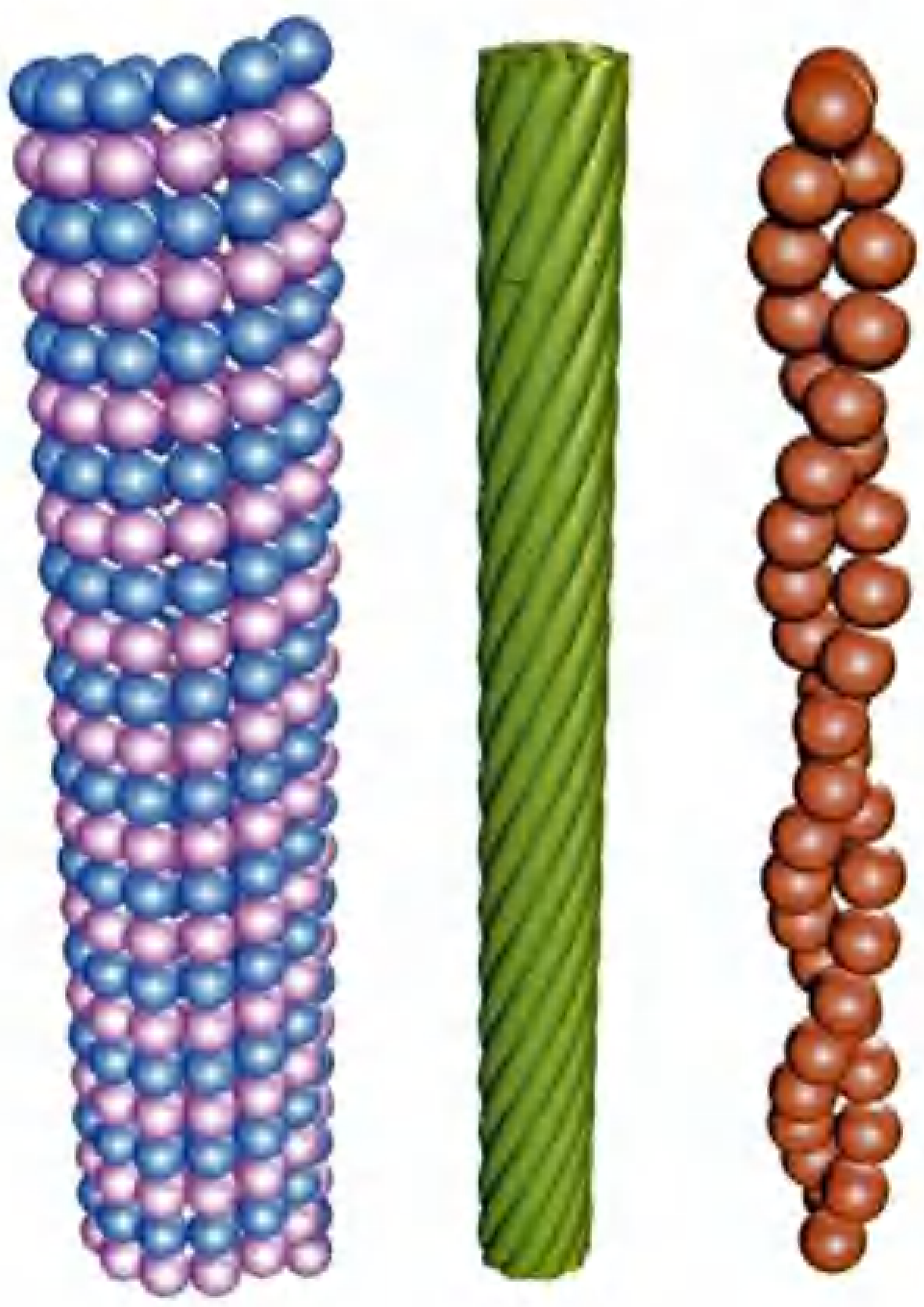


图2-6　3种细胞骨架

细胞骨架适应功能变化，经常处于拆卸与组装的动态之中。对细胞骨架功能的认识，不断扩展与深化。最早认识到，在细胞形态和细胞运动中细胞骨架起重要作用；后来逐渐显示，细胞骨架还可能参与物质运输、能量转换、信息传递、基因表达和生长分化等生理过程。

五、细胞与细胞之间的联系结构

植物细胞之间，通常有细胞壁相隔，还有一些胞间连丝穿过细胞壁，在相邻细胞间沟通物质和信息。

动物细胞不具细胞壁。紧密接触的细胞之间

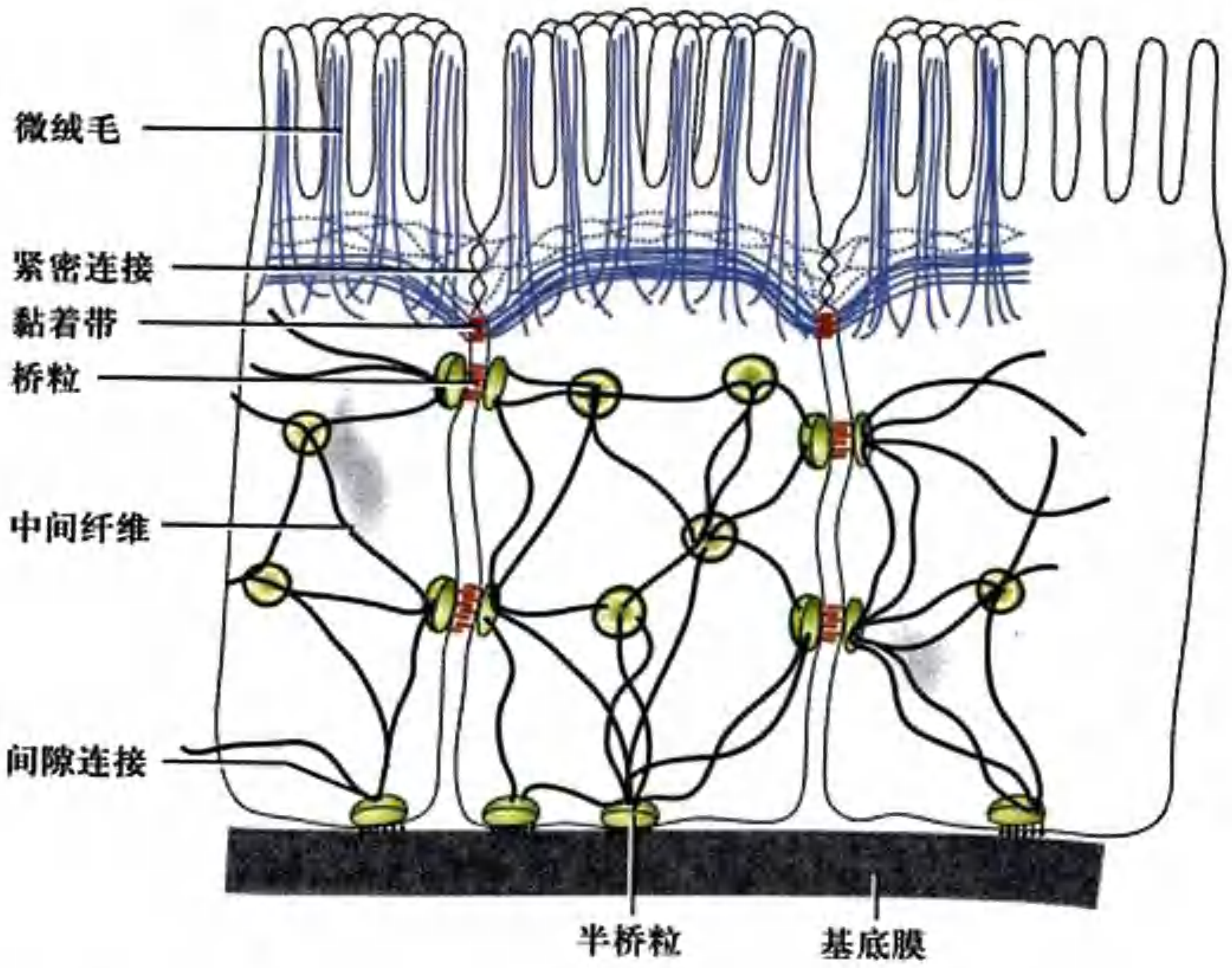


图2-7 细胞连接 小肠上皮细胞之间，同时存在3种细胞连接方式。连续的紧密连接使肠腔消化食物不能任意渗入上皮细胞，只能通过微绒毛吸收进入；黏着带、桥粒和半桥粒分别是锚定连接的几种方式；间隙连接是通讯连接的一种方式。

形成特殊结构，称细胞连接（cell junction）。又可按连接的紧密程度和细微结构，进一步区分为封闭连接、锚定连接和通讯连接（图 2-7）。事实上，在两个细胞交界的不同区域，可能 3 种连接方式同时存在。

动物细胞之间若靠得不很紧密，则出现细胞间隙（例如，结缔组织中常有这种情况），细胞间隙充满着胞外基质（extracellular matrix）。胞外基质是多种蛋白质和多糖形成的混合成分。主要是纤维状的胶原蛋白和形状不一的蛋白聚糖，后者大分子中有长链的糖胺聚糖。胞外基质不但为细胞提供具保护功能的外环境，还对细胞的生长、分裂、分化等行为具调控作用。

第二节 细胞的新陈代谢

细胞的新陈代谢包括以下几个方面：① 取得能量。② 营养物进入细胞，废物排出细胞。③ 蛋白质和各种生物大小分子的合成、分解和更新。细胞新陈代谢反应，在绝大多数情况下，都需要酶作为催化剂。要讲新陈代谢就要先从酶讲起。

一、酶是生物催化剂

酶（enzyme）的化学本质是蛋白质。有的酶蛋白仅有一条肽链；有的酶蛋白有多条肽链，称为多亚基酶。许多酶除了酶蛋白外，还需要有机小分子或无机离子的配合，才能充分表现出酶活性。这些小分子或离子被称为酶的辅助因子（co-factor）。不少维生素进入体内后，稍加改变，就作为酶的辅助因子起作用。

1. 酶的催化机制是降低活化能

化学家的研究揭示，反应底物分子必须超越一定的能量水平，才能进入化学

反应过程，就好像存在着一定高度的能量“门槛”，这就是反应活化能（activation energy）。酶作为催化剂，和底物分子结合，使反应活化能大为降低，从而使反应速度加快（图 2-8）。

可见，酶能够起催化作用，关键是与底物分子的结合。酶的活性中心（active center）就是酶蛋白的三维空间构象中，形状独特并适合与特异的底物分子相结合的部位。

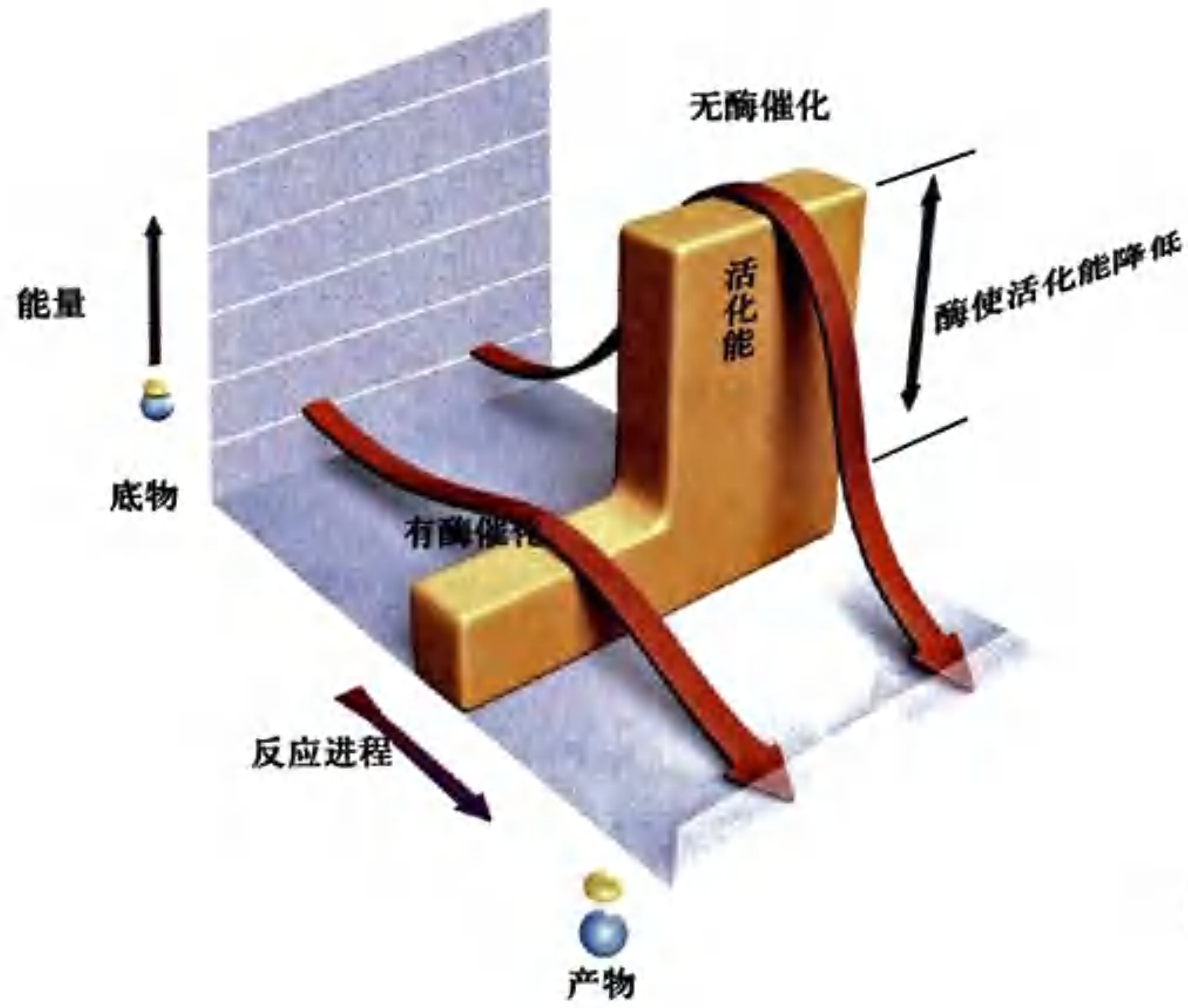


图 2-8　酶作用机制——降低活化能

2. 酶的作用特点

比起化学化工中常用的无机催化剂来，酶作为生物催化剂具有无可比拟的突出优点：

① 酶的催化效率特别高，可比无机催化剂高 $10^7 \sim 10^{15}$ 倍。

② 酶的催化作用具高度专一性。在细胞内狭小的空间中，上百种酶同时催化着上百个各不相同的反应，酶的专一性显得更为重要。

③ 酶的活性可以调节。

3. 酶活性的灵活调节

酶的催化活性可以灵活地调节，这一点可能和生命的灵活性和多样性关系最为密切。酶活性的调节可以区分为两大类型。

（1）共价调节

酶蛋白的某个氨基酸残基上，加上或取下一个共价结合基团，例如使磷酸基团加到酪氨酸残基上去，或把酪氨酸残基上结合的磷酸基团脱下，从而影响到整个酶蛋白立体构象的改变，尤其是活性中心的改变，使得酶活性增高或下降，称为酶活性的共价调节（covalent regulation）（图 2-9）。

（2）非共价调节

调节因子与酶蛋白分子并无共价结合，而只是形成非共价结合，也能够使酶蛋白立体构象发生变化，影响酶的活性，称为酶活性的非共价调节（non-covalent regulation）。

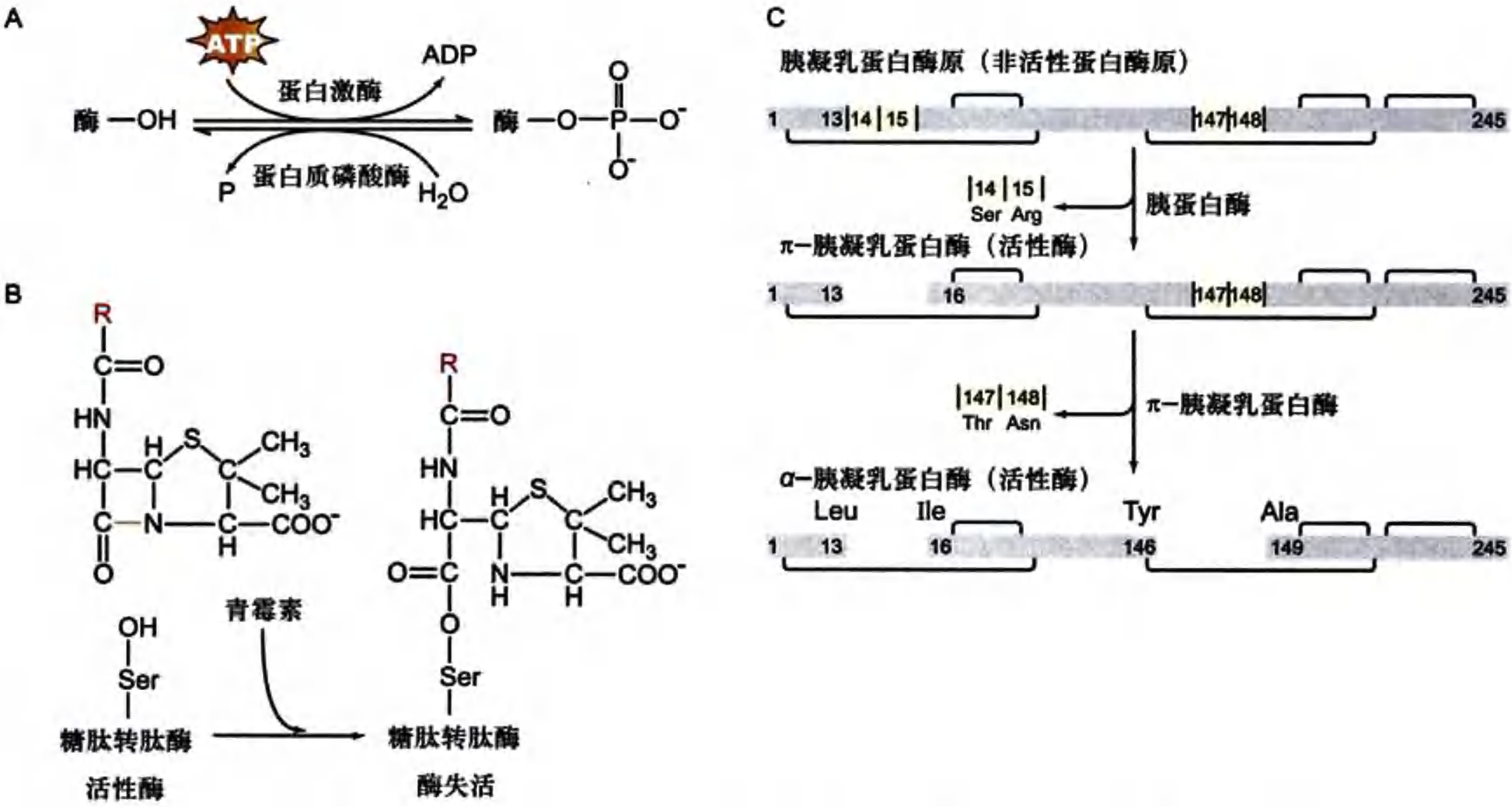


图 2-9 酶活性共价调节的几个例子 A. 最常见的是酶蛋白氨基酸侧链上，加上/脱下磷酸根，使酶活性得以调节。B. 糖肽转肽酶在细菌合成细胞壁成分中起重要作用。青霉素与酶蛋白结合，使该酶失去活性，细胞壁合成受阻，从而抑制细菌生长。C. 非活性酶原成熟为有活性的胰凝乳蛋白酶，需经历一系列酶蛋白分子内部共价链断裂步骤。

非共价调节又分两种情况：

① 竞争性抑制（competitive inhibition）——调节物分子在外形上和底物相似（图2-10），因此能与底物竞争和酶活性中心的结合，导致酶活性的下降。

② 变构调节（allosteric regulation）——调节物分子与底物并不相似，调节物结合在酶蛋白分子上另一个部位（这个部位称为调节中心），结合之后导致酶蛋白构象改变，从而使酶活性下降或增高。

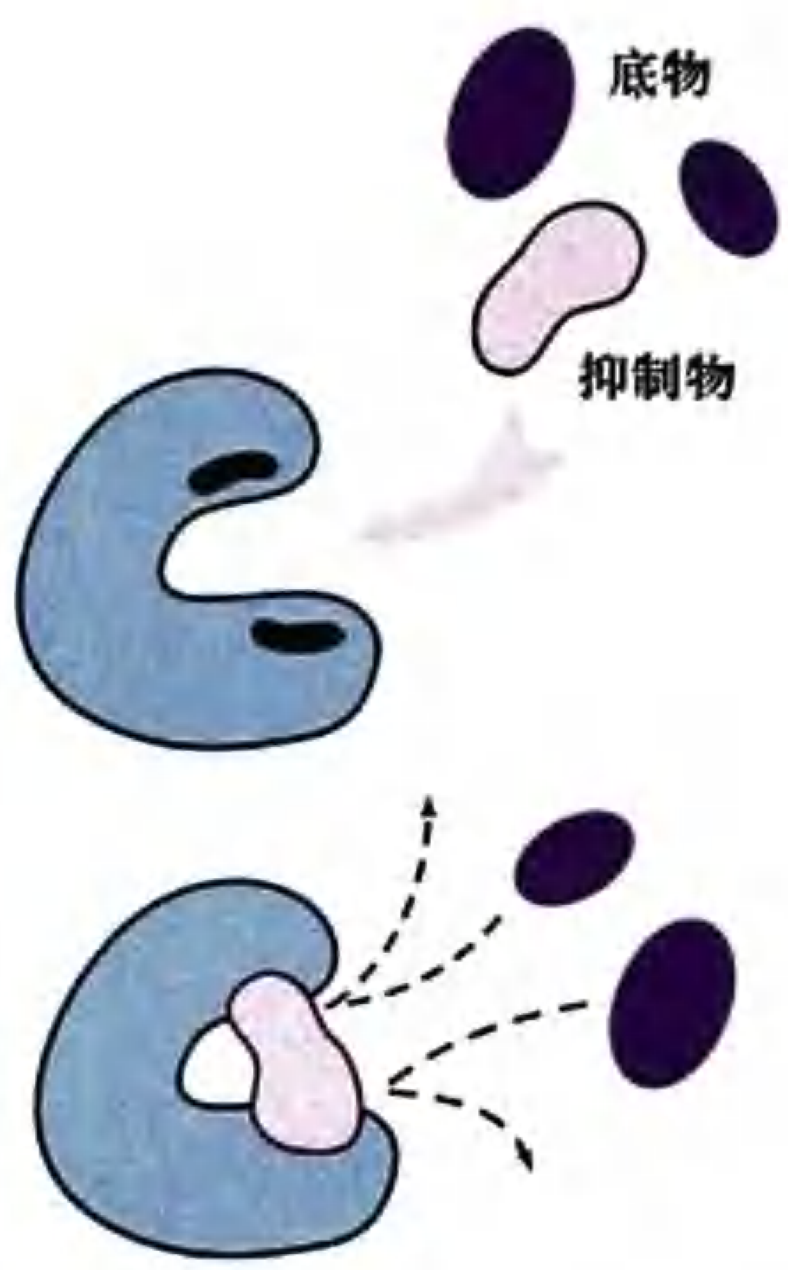


图2-10 竞争性抑制 抑制物浓度较高时，酶活性被抑制；底物浓度较高时，酶活性恢复。

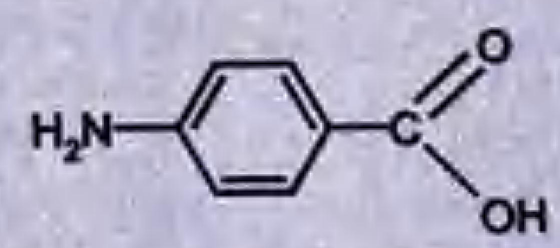
· 热点浅说 ·

酶抑制剂和药物

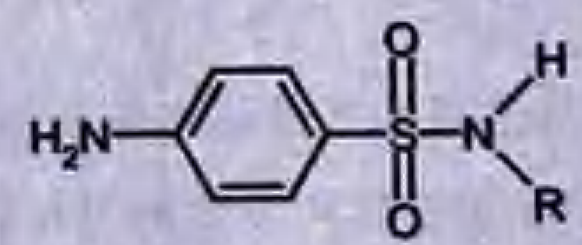
许多酶抑制剂是十分有效的药物。当然，需要谨慎选择和试验，保证被用作药物的抑制剂只抑制病原物（致病菌或病毒等）的酶，不致因抑制人体的酶而给患者带来毒性。

磺胺药（sulfa drug）就是一种竞争性酶抑制剂（inhibitor）。磺胺药大多数是对氨基苯磺酸类化合物，其化学结构十分相似于对氨基苯甲酸。而对氨基苯甲酸是许多细菌用来制造B族维生素叶酸的原料。所以，磺胺类药作为竞争性抑制剂，抑制细菌细胞制备叶酸的酶，置病原菌于死地。磺胺药被广泛地用于消炎灭菌，治疗多种疾病。人体从蔬菜中获取叶酸，自身并不需要从对氨基苯甲酸合成叶酸，所以磺胺药不妨碍人体内需叶酸参与的代谢。

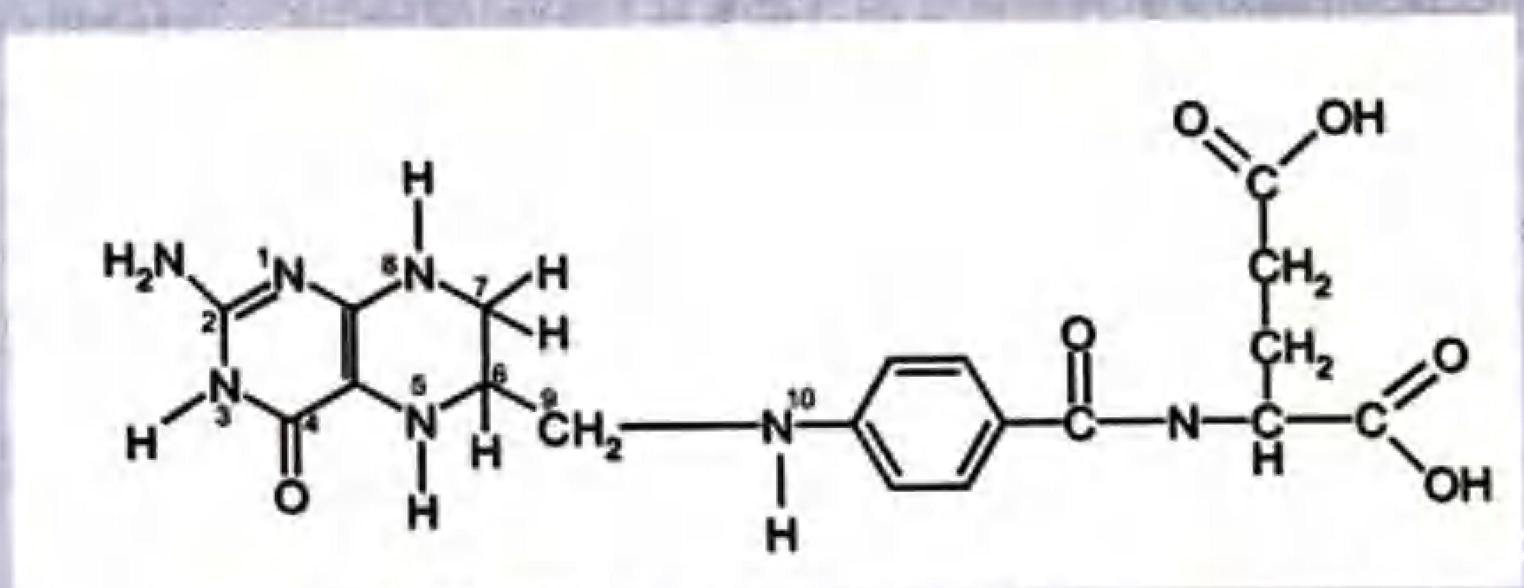
对氨基苯甲酸(PABA)



磺胺药物（对氨基苯磺酸衍生物）



四氢叶酸(THF)



2–氨基–4–羟基–6–甲基蝶呤　PABA　谷氨酸盐

青霉素（penicillin）亦是一种酶抑制剂。青霉素竞争性抑制细菌制造自身细胞壁成分的酶，在青霉素作用下，细菌不能合成完整的细胞壁，易被杀死。人体细胞无细胞壁，没有合成细胞壁问题，所以不受青霉素毒害。青霉素作为第一个被发现的抗生素，一直使用至今。

许多有机磷杀虫剂也是酶抑制剂，专门抑制昆虫的乙酰胆碱酯酶。此酶能催化神经递质乙酰胆碱（acetylcholine）的水解，使神经递质在完成神经兴奋的传递任务后，尽快消失。在有机磷作用下，昆虫的神经递质乙酰胆碱不能很快消失，神经细胞处于持续兴奋中，使害虫震颤不已，直至死亡。可是，乙酰胆碱也是人体的神经递质；所以，有机磷杀虫剂对人体也是有毒的，应该慎用。

科研人员正在从各种来源寻找更为有效的有选择性的酶抑制剂，来对付例如艾滋病这样的疑难疾病。

（3）代谢途径中的酶活性调节

细胞内的酶促反应，常常是一环扣一环的。前一个酶促反应的产物，就是后一个酶促反应的底物，若干个酶促反应前后相连，完成一段相对独立的代谢过程，称为代谢途径（metabolic pathway）。代谢途径有的呈直线状，有的呈环状。

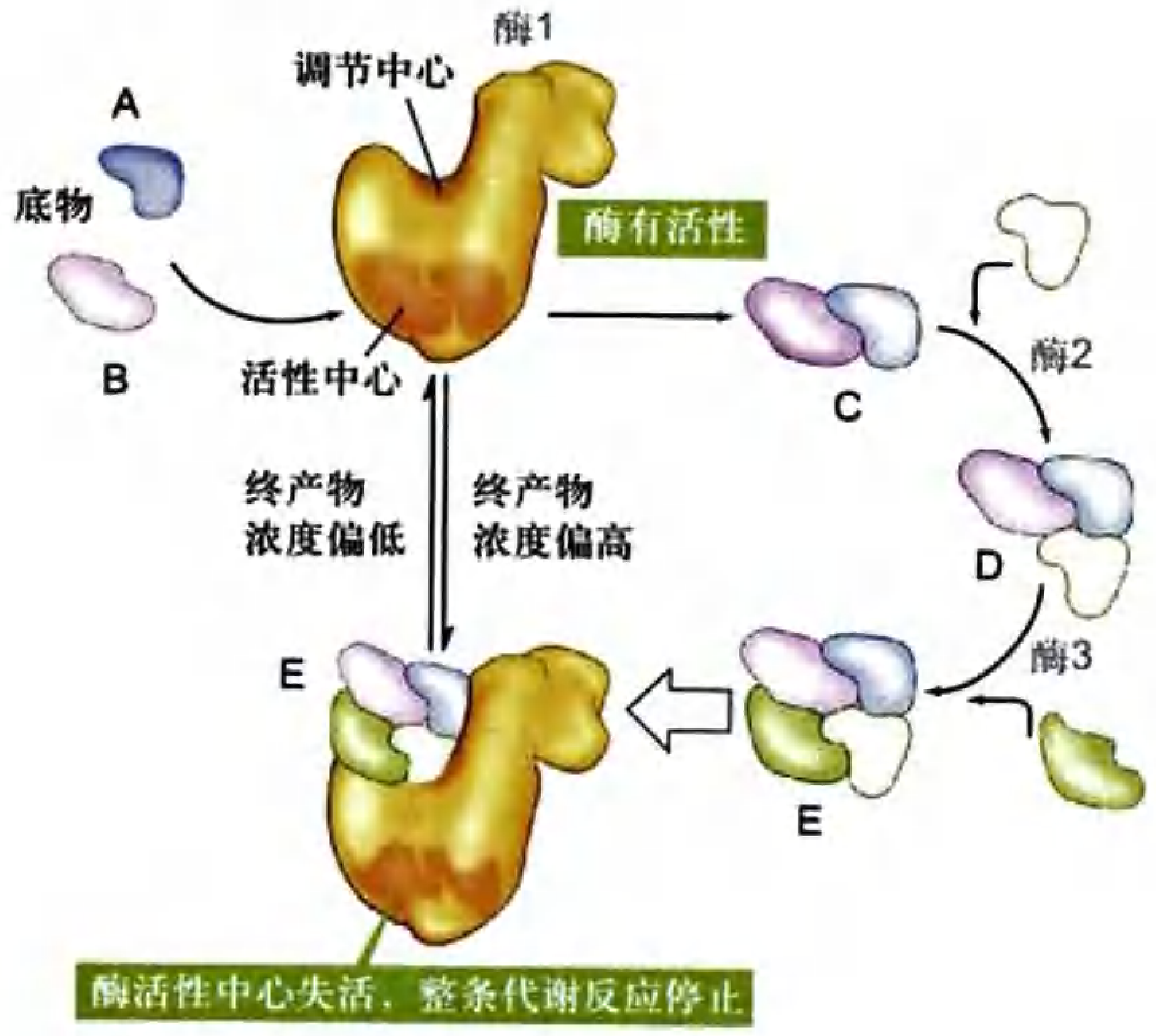


图2-11　代谢途径终产物的反馈调节

代谢途径的调控，常常具有系统性的特色。不是途径中每一个酶均可被调节，而是途径中的第一个或第二个酶接受调节，就可以达到使整条途径变慢或变快的效果（图 2-11）。

二、细胞生命活动的能量来源

（一）生命活动时刻需要能量

生命活动的每个环节，都要消耗能量，包括：营养物质进入细胞，废物排出细胞，细胞合成各种大小生物分子，以及心脏搏动、肌肉运动等等。

2-2　生命活动过程的能量需求

就整个生命世界来看，能量的最初来源是太阳能。绿色植物和一批肉眼看不见的光合细菌，用太阳能来固定二氧化碳，生成糖类等有机物。然后通过食草动物、食肉动物等环环相扣的食物链，整个动物世界都从食物中取得能量——固定在有机化合物中的化学能。还有一批寄生或腐生的真菌、细菌等，也是利用有机物（和极少几种无机化合物）中的化学能。

2-3　食物消化产生能量供人体需要

（二）光合作用

虽然，生命起源的历史告诉我们，光合作用（photosynthesis）并非出现在生命起源的最早期，但是，在现今地球上，光合作用却是整个生物界获取能量的起点。

1. 叶绿体和叶绿素

叶绿体是质体的一种，存在于植物绿色部分的细胞里。作为细胞器的一种，典型的叶绿体可有 5 μm 长（参见图 2-5）。叶绿体中接受光能的色素分子主要是叶绿素（chlorophyll）a 和叶绿素 b。叶绿素 a 和叶绿素 b 都是含镁的卟啉环（porphyrin ring），加上一个长达 20 个碳原子的长链植醇分子（图 2-12）。叶绿体中还有一些其他色素，如 β - 胡萝卜素、叶黄素等。

2. 光反应和暗反应

光合作用的全过程可以区分为光反应和暗反应两大步骤。

（1）光反应

光反应（light reaction）主要由叶绿体内以叶绿素为中心的众多色素和电子传递体共同配合完成。这些色素聚集在一起，形成一个个蛋白质复合体镶嵌在叶绿体中类囊体膜

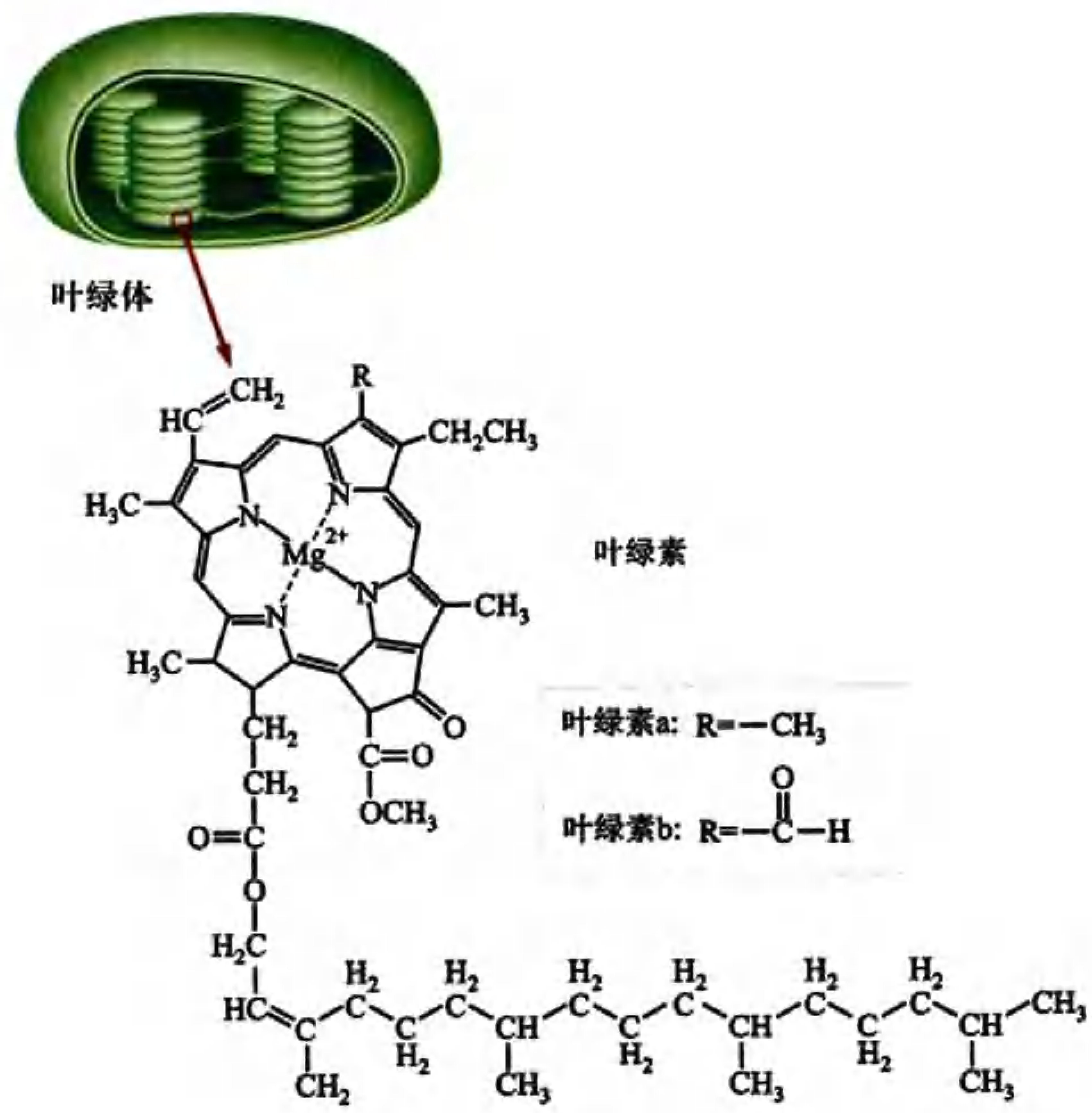


图2-12 叶绿素

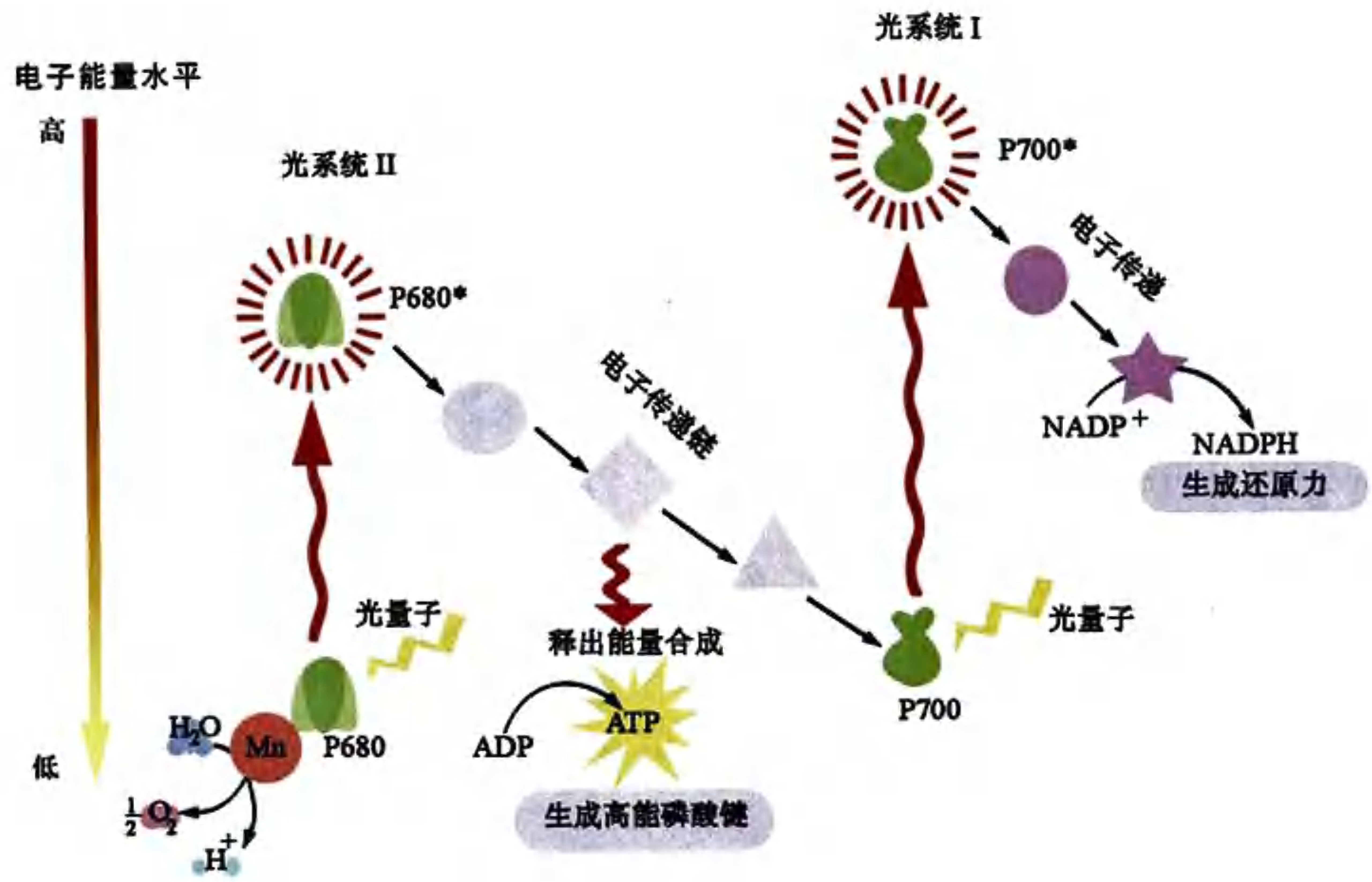


图2-13 光合作用的光反应——两个光系统 光系统Ⅱ和Ⅰ配合，完成光反应步骤，构成一个Z字型电子传递路线。太阳光量子激发光系统Ⅱ中的P680，使P680释出电子，该电子被原初电子受体吸收后，再经过一系列电子传递体传到光系统Ⅰ中的P700。电子在传递过程中释出能量，促使类囊体膜外质子（H^+）进入类囊体腔内，使腔内积累较高的质子梯度。这个质子梯度成为推动合成ATP的动力。失去电子的P680是很强的氧化剂，它从水分子“夺取”电子，其结果是把水分子劈开，产生O_2和H^+。总之，光系统Ⅱ利用光量子能量做两件事：① 劈开水分子，产生O_2。② 造成膜内外质子梯度，用于产生ATP。太阳光量子激发光系统Ⅰ中的P700，也使P700释出电子，也是被另一种原初电子受体吸收。再往后，却是做了另一件事——该电子经电子传递体到达$NADP^+$还原酶，帮助这个酶还原$NADP^+$生成NADPH。失去电子的P700从光系统Ⅱ的来源得到补充的电子。

上，称为光系统（photosystem）。在每个光系统中的叶绿素分子，一部分起着类似天线的作用，捕捉来自太阳光的光量子，并把它们输送到一个起反应中心作用的叶绿素 a 分子上，使这个反应中心叶绿素分子激发，带动后续的一系列重要反应。根据反应中心（reaction center）叶绿素分子的光吸收性质不同，可以区分出两类光系统：光系统 I 中的反应中心叶绿素分子称 P700，光系统 II 中的反应中心叶绿素分子称 P680（图 2-13）。

总之，两个光系统配合完成的光反应过程中，一方面，水分子被劈开产生出 O_2；另一方面，推动高能化合物 ATP 合成，以及推动还原力 NADPH 的生成。

（2）暗反应

光合作用暗反应（dark reaction），总体来讲，是利用光反应中固定光能而生成的 ATP 和 NADPH 来使 CO_2 还原固定为糖类有机化合物。卡尔文（Calvin）实验室最早利用放射标记的 $^{14}CO_2$ 探究光合作用中固定 CO_2 最早生成的有机化合物——光合作用原初产物。把检测时间提前到光照后 5 s，他们发现光合作用的原初产物是磷酸甘油酸。进而又逐步阐明暗反应的各个步骤，就是人们称之为“卡尔文循环”的代谢途径（图 2-14）。

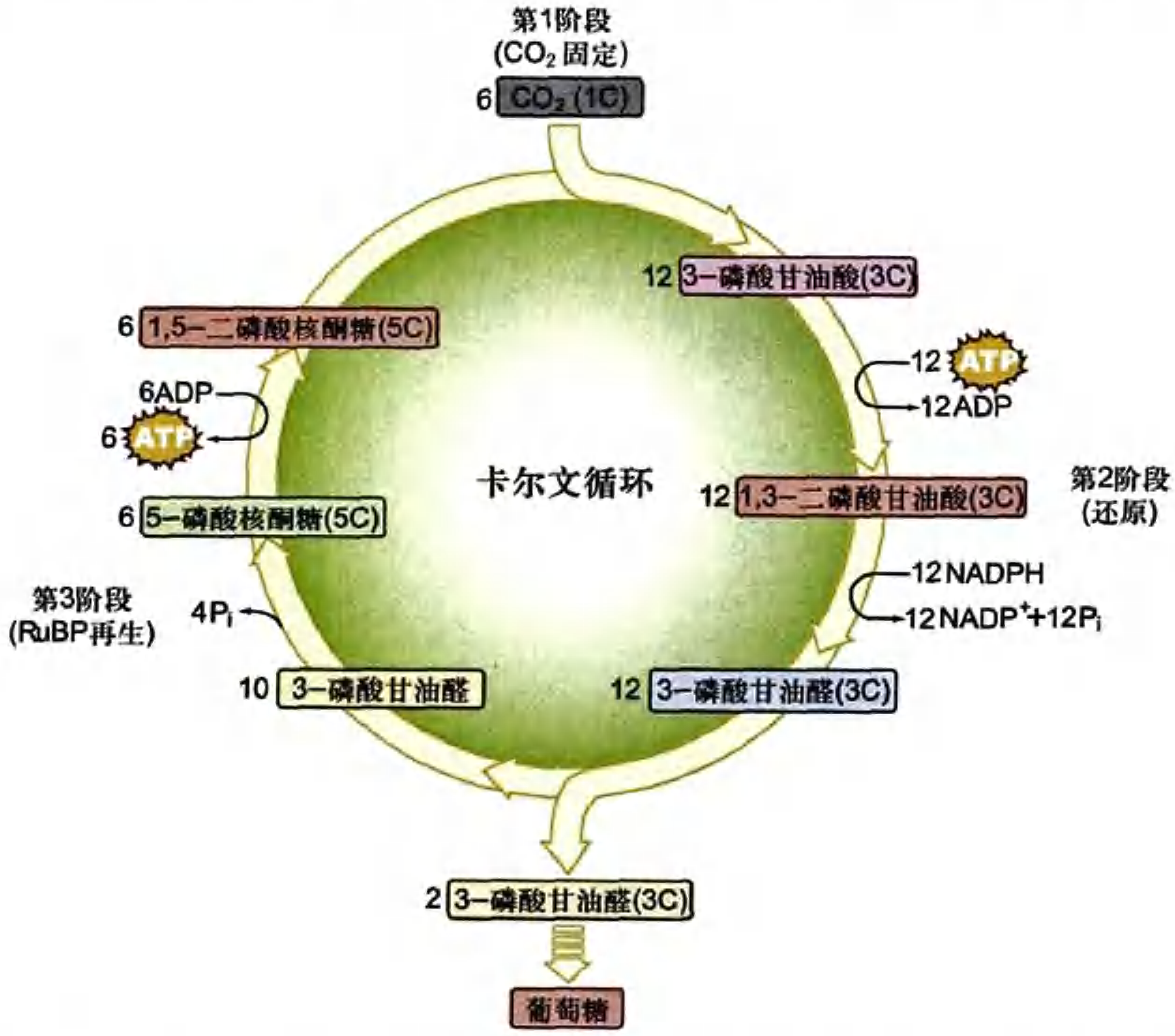


图2-14　光合作用中的暗反应——卡尔文循环　第1阶段，1个五碳糖分子1，5-二磷酸核酮糖（RuBP）吸纳一个CO_2分子，变成2个三碳化合物，即3-磷酸甘油酸（3-PGA）。这是CO_2固定的开始，催化这步反应的酶称为1，5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶，简称rubisco酶，这是整个卡尔文代谢途径的关键酶。第2阶段，3-磷酸甘油酸还原成为3-磷酸甘油醛。第3阶段，3-磷酸甘油醛经过若干步骤的基团转移反应，组合成为1，5-二磷酸核酮糖，由此可见，起初吸纳CO_2的1，5-二磷酸核酮糖在代谢途径中再生出来，所以整个代谢途径呈环状。卡尔文循环下方的反应表示一个计量关系；若是反应从3个五碳单位（1，5-二磷酸核酮糖）开始，吸纳3个CO_2，碳原子总数应为$3\times5+3=18$，体现在产生出6个三碳单位（3-磷酸甘油醛）。从中取出5个3-磷酸甘油醛分子，用以参与第3阶段反应，再生出3个1，5-二磷酸核酮糖来。那么余下的1个3-磷酸甘油醛便是固定3个CO_2分子的净产物有机小分子。3-磷酸甘油醛是三碳糖的衍生物，可以经过其他代谢途径，生成六碳己糖——葡萄糖，进一步合成淀粉；也可以生成氨基酸等其他生物小分子和大分子。

参与暗反应的酶位于类囊体膜外，即叶绿体基质中。

2-4 热点浅说：各类植物光合作用的不同策略

值得注意的是，不同植物因进化历史和生长环境不同，也表现出不同的光合作用策略。

（三）细胞通过生物氧化利用食物分子中的化学能

除了绿色植物和光合细菌外，其他生物——食草动物、食肉动物、原生动物、真菌和细菌等——都是利用食物中有机分子的化学能。即使绿色植物本身，其非绿色部分，例如，根、茎等处的不含叶绿体的细胞，也得依赖有机化合物分子中的化学能，来维持生命活动。

1. 生物氧化与木材燃烧很相似

点燃火柴，木材燃烧发出光能和热能。前面讲过，木材中的主要成分纤维素是由葡萄糖组成的，所以，木材燃烧可以用下面的化学反应式表达：

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{光能} + \text{热能}$$

葡萄糖在细胞内进行的生物氧化过程，其总反应式为：

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{化学能}$$

两者相比，可以看出生物氧化（biological oxidation）与木材燃烧非常相似（图 2-15）都是葡萄糖分子的氧化分解，释出能量。



图2-15 生物氧化与木材燃烧相似

同时，很大的不同之处在于，生物氧化是一个较为和缓、分步进行的过程，不像木材燃烧那样快速剧烈地释放出光和热。所以，生物氧化中释放出来的化学能，逐步地转变并暂存在以 ATP 为代表的一些高能化合物分子中，在以后的生命活动过程中加以使用。这些起着“能量暂存”作用的高能化合物，可以看做是能量货币（参见图 1-10）。

2. 脱氢就是被氧化，氢的传递实质上就是电子的传递

以葡萄糖为例，有机分子的氧化分解，可以看做是氢从有机分子中脱下来，转

而与氧结合的过程，基于氢的完全脱去，碳原子与氧结合转变为 CO_2。所以，“脱氢（dehydrogenation）就是被氧化”这个概念在我们下面讨论生物氧化时常常会用到。

生物氧化的分步进行，突出表现在，有机分子中脱下的氢，不是一下子与氧相结合，而是分成若干步骤，经过中间好几个氢传递体（hydrogen transporter）的传递，最后才“交给”氧。氢原子相当于一个氢质子加上一个电子，氢的传递在有些情况下是氢质子和电子分开传递，氧原子（O）在接受电子成为负 2 价的氧离子（O^{2-}）后，自然会与溶液中的氢质子（H^+）结合成为水：

$$2H + O \longrightarrow 2H^+ + 2e + O \longrightarrow 2H^+ + O^{2-} \longrightarrow H_2O$$

在带氢的有机分子和氧原子之间，有好几种传递体起着依次传递氢（或传递电子）的作用，称为“氢传递体或电子传递体”（electron transporter），将在后面讲述呼吸链代谢途径时细述。

3. 葡萄糖的氧化分解需经过 3 条代谢途径

葡萄糖分子（$C_6H_{12}O_6$）在细胞内彻底被氧化为 CO_2 和 H_2O（$6CO_2 + 6H_2O$），需经过 3 条代谢途径，或者可以说是分为 3 个阶段逐步进行。

（1）糖酵解途径

糖酵解途径自葡萄糖开始，最终产物为丙酮酸（pyruvate）。一个六碳的葡萄糖分子被氧化分解为 2 个三碳的丙酮酸分子。中间需经过十多个反应步骤，需要有十多种酶及许多辅助因子的参与。一个葡萄糖分子经糖酵解途径，总共释出多少能量呢？

从图 2-16 所示的糖酵解途径（glycolysis pathway）简图可以看出，途径开始时，

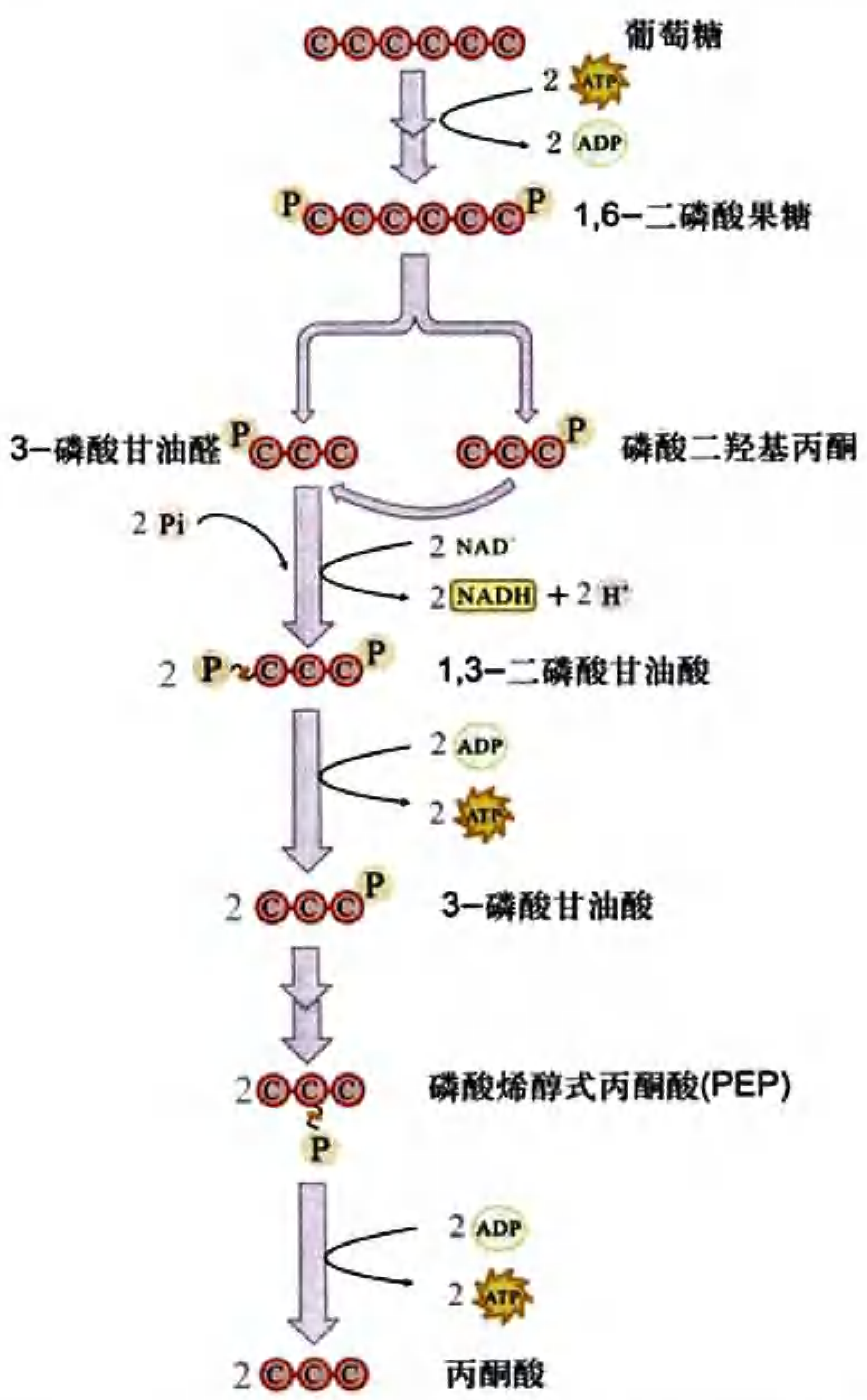


图 2-16 糖酵解途径

为使葡萄糖分子活化，“预支” 2 个 ATP。到反应中、后阶段，总共生成 4 个 ATP，所以，一个葡萄糖分子经糖酵解途径，净生成 2 个 ATP。需要提醒的是，途径中间，从 2 个三碳化合物上脱下的氢，生成了 2 个 NADH（尼克酰胺嘌呤二核苷酸）。如前所述 NADH 亦是高能化合物，每个 NADH 分子所贮存的能量，相当于 2.5 个 ATP（后面将细述）。

糖酵解途径在细胞中无氧条件（anaerobic condition）下还能运转。例如，在人体剧烈运动中，氧气供应不足，细胞内有专门的酶，使丙酮酸接受 NADH 的氢变成乳酸（lactic acid）。又如，在无氧条件下，酵母细胞内有专门的酶，使丙酮酸接受 NADH 的氢，变成乙醇（ethanol），这是酿酒过程中的主要反应。上述两种情况，都同时解决了丙酮酸不致积累和 NAD^+ 重复再生两大问题，使得在无氧条件下糖酵解也能持续运行，为细胞提供能量。糖酵解途径中生成的丙酮酸，成为下一个途径——柠檬酸循环的原料。

（2）柠檬酸循环（三羧酸循环）途径

丙酮酸首先氧化脱羧变成乙酰辅酶 A；这一步可以看做是进入柠檬酸循环（citric acid cycle）的准备，因为乙酰辅酶 A 和草酰乙酸结合成为柠檬酸就是柠檬酸循环代谢途径中的第一步反应。柠檬酸是带 1 个羟基和 3 个羧基的有机酸，所以，这个代谢途径又称为三羧酸循环（tricarboxylic acid cycle）途径。

柠檬酸循环共有 6 步反应（图 2–17），总体看来，就是一个二碳的乙酰辅酶 A 分子，在草酰乙酸（四碳分子）帮助下，被完全氧化分解为两个 CO_2。虽然，中间经过六碳分子和五碳分子阶段，四碳的草酰乙酸却是再生而反复使用，所以形成一条循环的代

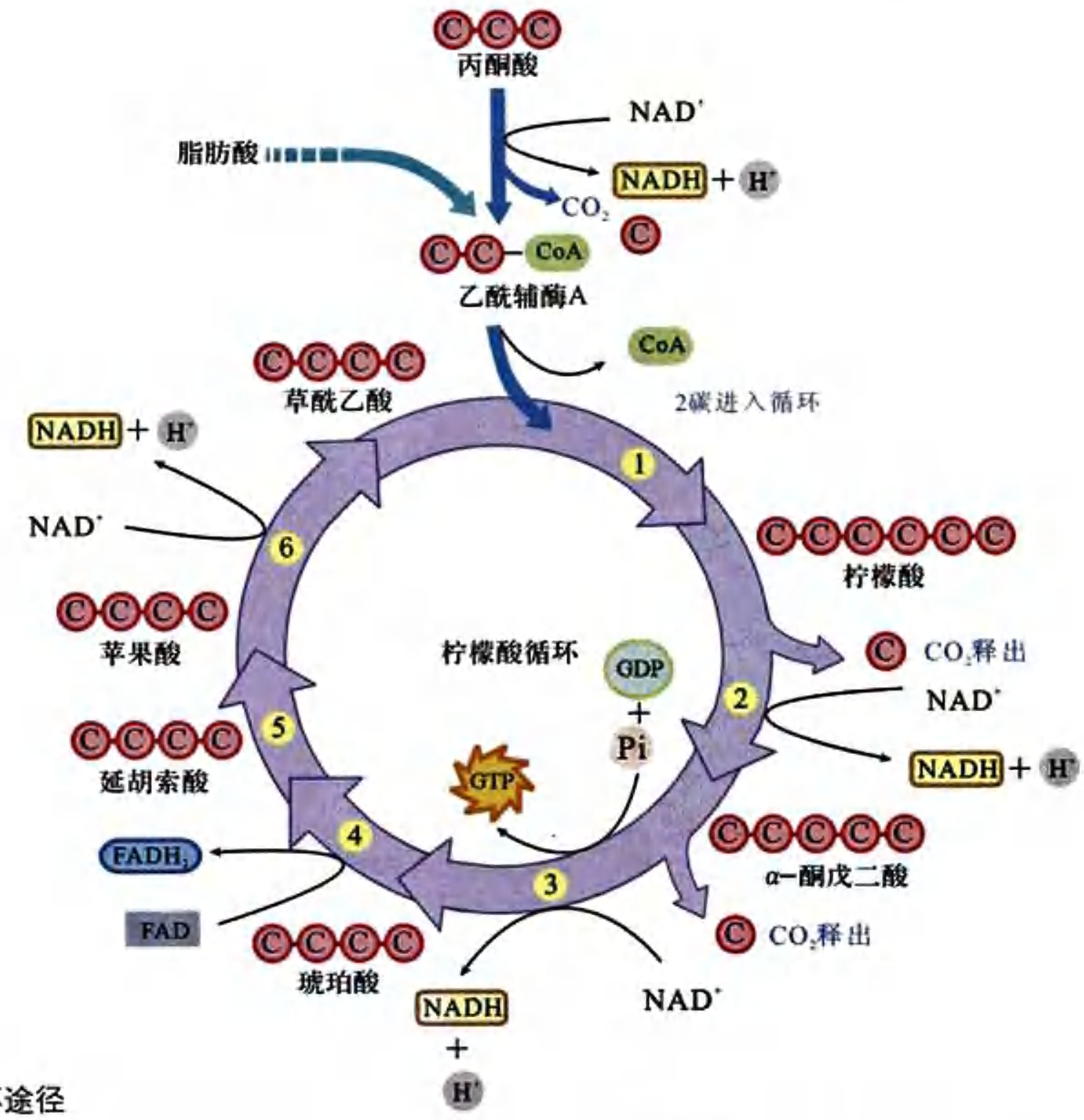


图2–17　柠檬酸循环途径

谢途径。如果加上前述的“准备”步骤，实质上是一个丙酮酸分子被彻底氧化分解为 3 个 CO_2。

一般认为，柠檬酸途径必须在氧气充分供应的情况下，即有氧（aerobic）条件下，才能顺利运行。这是因为，柠檬酸途径中好几步反应都发生代谢物脱氢，生成好几个 NADH 和 $FADH_2$（$FADH_2$ 也是氢传递体）。这些 NADH 和 $FADH_2$ 必须把氢逐步转交给氧，使 NAD^+和 FAD 再生出来，不然整个代谢途径就无法运行。

NADH 和 $FADH_2$ 如何逐步把氢交给氧，这就需要第三条代谢途径——呼吸链途径。

（3）呼吸链途径

细胞内有机分子的氧化，首先表现为脱氢。脱下来的氢通常先交给 NAD^+，$NADP^+$ 或 FAD，使它们变成 NADH，NADPH 或 $FADH_2$。然后，再经过一系列氢传递体或电子传递体，依次传递；最后使氧原子接受电子变成 O^{2-}，再与 H^+结合成为 H_2O。

在图 2-18 中所示的呼吸链（respiratory chain）途径中，辅酶 Q（coenzyme Q）及其以前的几个成员（NAD^+或 $NADP^+$）称为氢传递体，它们都是不同结构的有机分子，各自都有未结合氢和结合氢两种形式，当然，在传递氢的过程中，亦传递着电子。辅酶 Q 以后的几个成员统称为细胞色素，它们都是电子传递体。细胞色素是蛋白质，以含有铁离子的有机小分子铁卟啉作为其必不可少的辅基。因氨基酸序列和铁卟啉结构上的差异，区分出不同的细胞色素：b，c，a，a_3 等等。所有细胞色素都不能传递氢而只能传递电子；实际上，主要靠血红素（heme）结构里铁卟啉（iron-porphyrin）中铁离子得失电子，变化为 Fe^{2+}或 Fe^{3+}，起着传递电子的作用。

（4）3 条途径中 ATP 的生成

在无氧条件下——柠檬酸循环途径和呼吸链途径无法进行。每个葡萄糖分子经糖酵解途径只能净得到 2 个 ATP。

在有氧条件下——葡萄糖分子可以依次通过糖酵解途径和柠檬酸途径，完全氧化

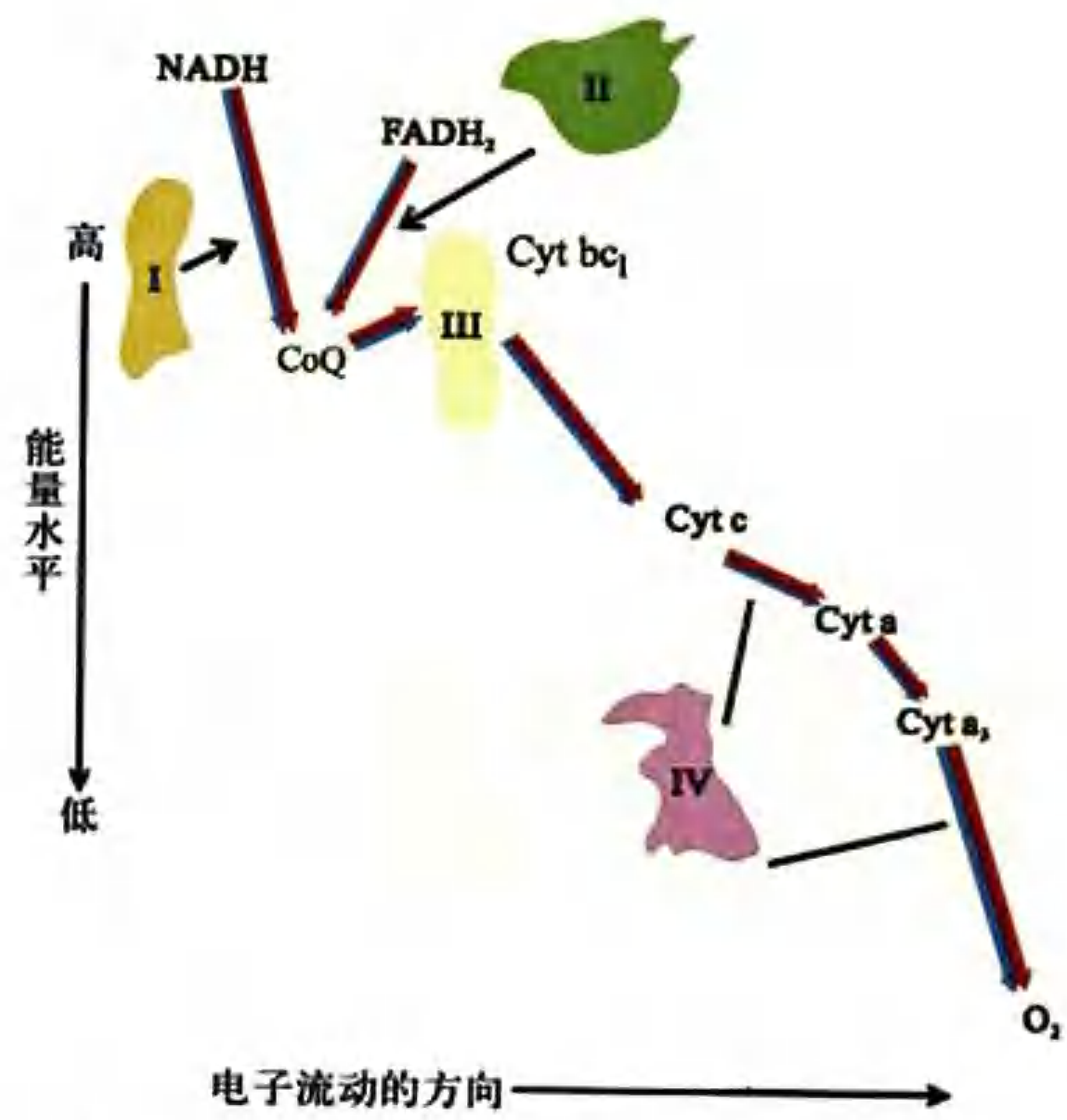


图 2-18 呼吸链途径中重要的电子传递体 图中的氢传递体和电子传递体已在正文中述及。Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ分别代表呼吸链中的4个酶复合物：Ⅰ——NADH-Q还原酶，Ⅱ——琥珀酸-Q还原酶，Ⅲ——细胞色素还原酶，Ⅳ——细胞色素氧化酶。

2-5 化学渗透学说

为 CO_2 和 H_2O。所产生的 ATP 数目比无氧条件下多得多（有 36 ～ 38 个 ATP）。这不但是因为，每个丙酮酸分子经柠檬酸途径彻底氧化时，直接产生 GTP（相当于 ATP），更重要的是，前面产生的大量 NADH 和 $FADH_2$，经呼吸链途径产生大量 ATP。已经证明，在呼吸链途径里，氢或电子从 NADH 开始传到氧，释放出的能量足以推动 2.5 个 ATP 的合成；氢或电子从 $FADH_2$ 开始传到氧，释放的能量则够合成 1.5 个 ATP。

4. 许多生物小分子和这 3 条代谢途径有联系

我们从葡萄糖氧化分解的角度入手，介绍了糖酵解、柠檬酸循环、呼吸链 3 条代谢途径。实际上，丙酮酸除了来自葡萄糖外，还可以来自丙氨酸的氧化分解，或来自别的代谢途径；处于柠檬酸循环入口处的乙酰辅酶 A，可以来自丙酮酸，也可以来自长链脂肪酸氧化分解的 β - 氧化途径，或来自别的代谢途径。再加上柠檬酸途径中的草酰乙酸等众多化合物，均有可能来自多种生物分子的代谢变化。

如果说，柠檬酸循环途径是细胞内生物氧化产生能量的一个大火炉的话，这个火炉的燃料的来源，可以是葡萄糖，也可以是脂质、氨基酸类、核苷酸类等多种生物小分子及其代谢产物。至于呼吸链途径，更是与多种生物小分子的脱氢氧化相联系。

在众多有可能最终归结到柠檬酸循环和呼吸链完成其氧化分解的生物小分子中，葡萄糖突出地被各种生物、各种细胞选择为主要的生物氧化的能源原料，这是很耐人寻味的。

三、物质如何进出细胞

1. 渗透压决定水分进出细胞

影响水进出细胞的主要因素是渗透压，这在植物细胞可以清楚地观察到（图 2-19）。植物的细胞壁大致决定细胞的形状。如果植物供水充足，胞外水环境的渗透压（osmotic pressure）低，大量水分进入细胞，细胞膨胀形成对细胞壁的压力，称为膨压（turgor pressure）。整个植株看上去新鲜挺拔。如果土地长期干旱，胞外水环境的渗透压高，细胞失水过多，原生质与细胞壁脱离，称为质壁分离（plasmolysis）。整个植株看上去萎蔫不振。动物细胞没有细胞壁，但也是胞内外渗透压的差异决定水分的出入。所以，在细胞培养的实验中必须注意，培养液应为等渗（isotonic）溶液。对于人体及大多数哺乳动物来讲，0.9% NaCl 溶液是等渗溶液，称为生理盐水。

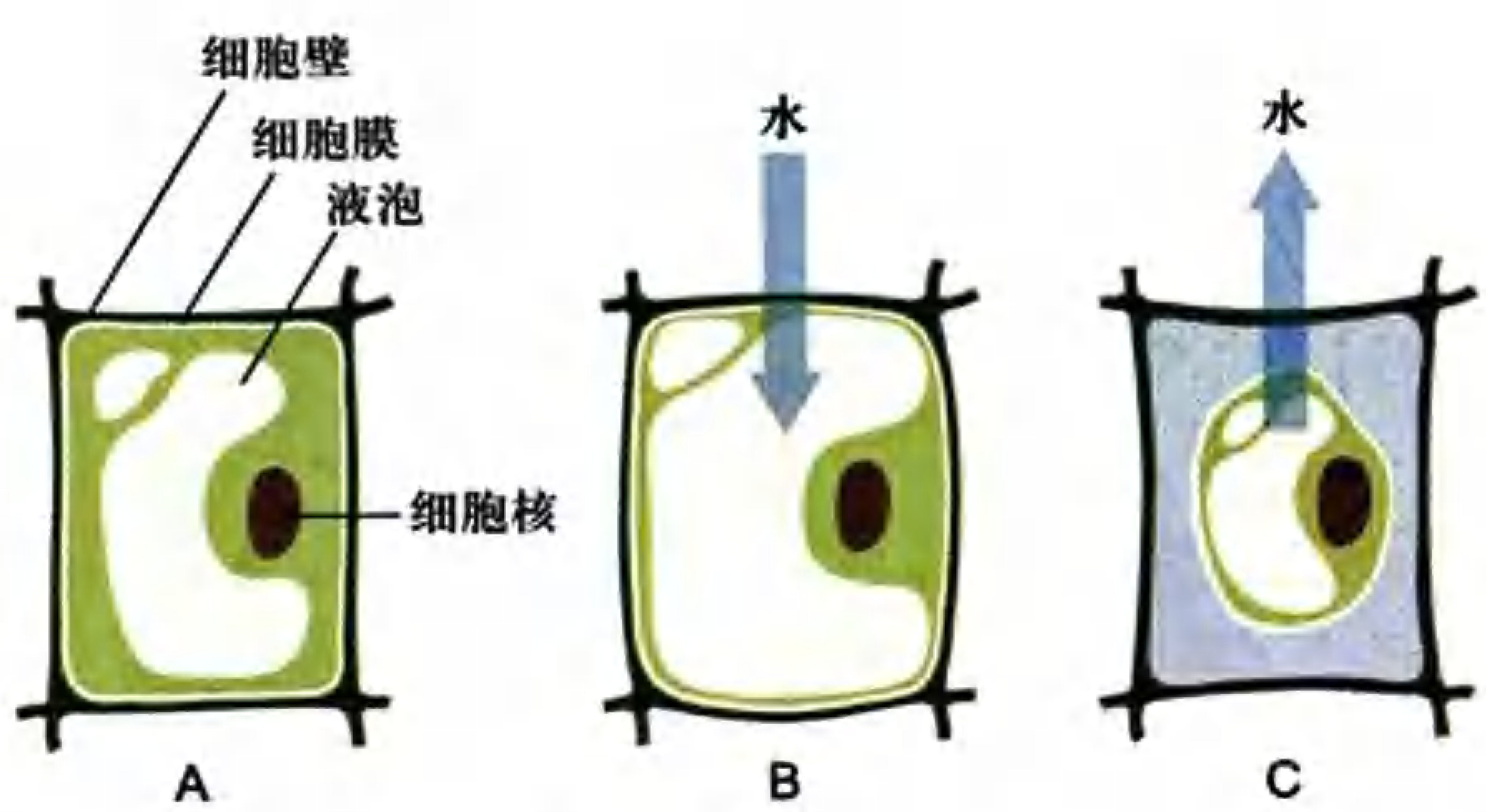


图2-19 处于不同渗透压环境中的植物细胞 A. 在等渗溶液中的正常细胞。B. 在低渗溶液中产生膨压。C. 在高渗溶液中产生质壁分离。

2. 小分子物质进入细胞有 4 种方式

溶于水的小分子物质进入细胞，主要有 4 种方式（图 2-20）。

（1）简单扩散（simple diffusion）

溶于水的小分子物质，通过细胞膜上直径约 0.1 nm 的小孔，在浓度梯度推动下，进入细胞。这是一个基于分子热运动的自发扩散过程，不需要细胞消耗能量。

（2）协助扩散（facilitated diffusion）

像葡萄糖这样的较大分子，虽然也溶于水，但已不能通过膜上的小孔。葡萄糖可通过专一的载体蛋白的帮助，仍然以浓度梯度为动力，进入细胞，仍然不需要细胞消耗能量。这就是协助扩散。起协助作用的载体蛋白称为透过酶（permease），如葡萄糖透过酶。

（3）主动运输（active transport）

许多时候，物质逆浓度梯度进入细胞；也就是说，某种物质即使在胞内浓度比胞外浓度高的情况下，细胞也需要把它吸纳进来。这时，非但需要专一的载体蛋白帮助，还需要由 ATP 提供能量。

2-6 Na^+-K^+- ATP 酶

有时候，用于主动运输的能量并非来自 ATP 水解。例如，胞外 Na^+浓度通常比胞内大 20 倍，当 Na^+通过某种载体蛋白进入细胞时，“推动”同一个载体蛋白把另一种物质（例如葡萄糖）逆浓度梯度运入或运出细胞。也就是说，逆浓度梯度运送后一种物质所需能量，来自 Na^+扩散过程，这种情况称为“协同运输”（cotransport）（图 2-20 中未示）。依照运送方向，进一步区分为“反向协同”（antiport，一进一出）和“同向协同”（symport，同进同出）。

（4）基团转移（group translocation）

这是细胞消耗能量对抗浓度梯度将某种物质主动吸收进来的另一种方式。这个过程，除了需要细胞膜上的特异载体蛋白参与外，还需胞内几种酶或蛋白质的参与。在运输过程中，对被运输的分子加以共价修饰，如加上一个磷酸基团；其结果是，胞外 S 分子进入胞内后，变成了 S- 磷酸基团形式，也就是说，胞内 S 分子的浓度未有增高。

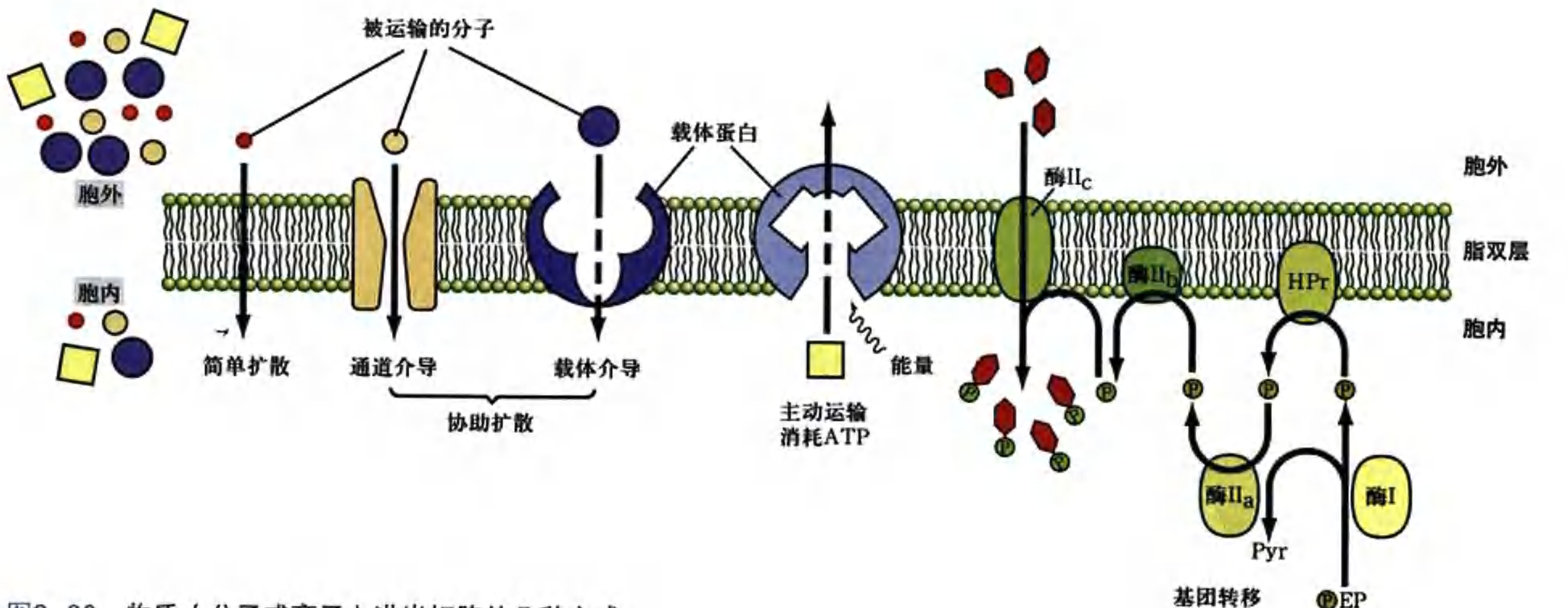


图2-20　物质（分子或离子）进出细胞的几种方式

2-7 低密度脂蛋白LDL通过受体介导经由胞吞作用进入细胞

3. 大分子和颗粒借胞吞作用进入细胞

像蛋白质这样的大分子，在水溶液中以亲水胶体形式存在，还有更大的不溶性颗粒，它们进入细胞，需要有局部细胞膜的参与形成一个胞吞泡，称为胞吞过程（endocytosis）。胞吞过程又可区分为两种：

吞噬作用（phagocytosis）——细胞摄入较大颗粒。

胞饮作用（pinocytosis）——细胞摄入溶于水的大分子或悬浮于水的小颗粒。这个过程常常也会有专一的受体蛋白参与。

上述两个过程所摄入的胞吞泡，在进入细胞后，可能与溶酶体融合为食物泡，继续食物的消化分解；也可能经历其他形式的变化。

4. 物质如何被排出细胞

物质排出细胞主要通过胞吐作用（exocytosis），需排出的物质被包在膜泡内，膜泡和细胞膜融合，使膜泡内物质排出胞外。一些小分子物质也可通过前述4种方式的反向过程排出胞外。

四、DNA、RNA以及蛋白质的生物合成

1. 细胞内代谢反应形成复杂的网络

细胞内的代谢反应数以百计，包括：① 一些较大的分子被氧化分解为较小的分子，一方面释出能量供生命活动之需，另一方面为生物合成提供原材料。② 一些较小的分子合成各种各样较大的分子，供生命活动之需。

2-8 细胞内代谢网络图

细胞内相关的代谢反应通常连接成代谢途径，如前面已讲述过的糖酵解途径等。成百条代谢途径相互联系形成复杂的代谢网络。

本书不可能详细介绍代谢网络中所有的一条条代谢途径的细节。我们只准备简单叙述其中最为重要的3条合成代谢途径——DNA的生物合成、RNA的生物合成以及蛋白质的生物合成。

2. DNA的生物合成——复制

DNA是细胞遗传信息的载体，存在于细胞核内。DNA的生物合成（biosynthesis）在细胞核内进行，并且，只发生于细胞分裂之前。每次DNA生物合成所产生的两个子代DNA分子，不但和亲代DNA分子一样，而且相互间也一样，所以，通常把DNA的生物合成称为DNA复制（replication）。

（1）DNA复制是半保留复制

1953年DNA双螺旋模型问世时，已经提示了，细胞分裂前，DNA的生物合成的可能模式——半保留复制（semiconservative replication），即DNA双螺旋打开，各以一侧的DNA链为模板，依照碱基配对的原则合成一条新链，形成两个子代DNA双螺旋分子（图2-21）。虽然，DNA生物合成的半保留复制模式能够很好地解释在细胞分裂中遗传物质的准确传递，但是，真正的实验证明却是在5年以后，利用非放射性^{15}N标记技术才得以完成。

（2）DNA生物合成的过程

DNA复制从解开双螺旋链开始，到两条新的DNA双螺旋链完成，过程很复杂，前后共需一二十种酶和蛋白质参与，其中最为关键的一步是由DNA聚合酶催化的反应：

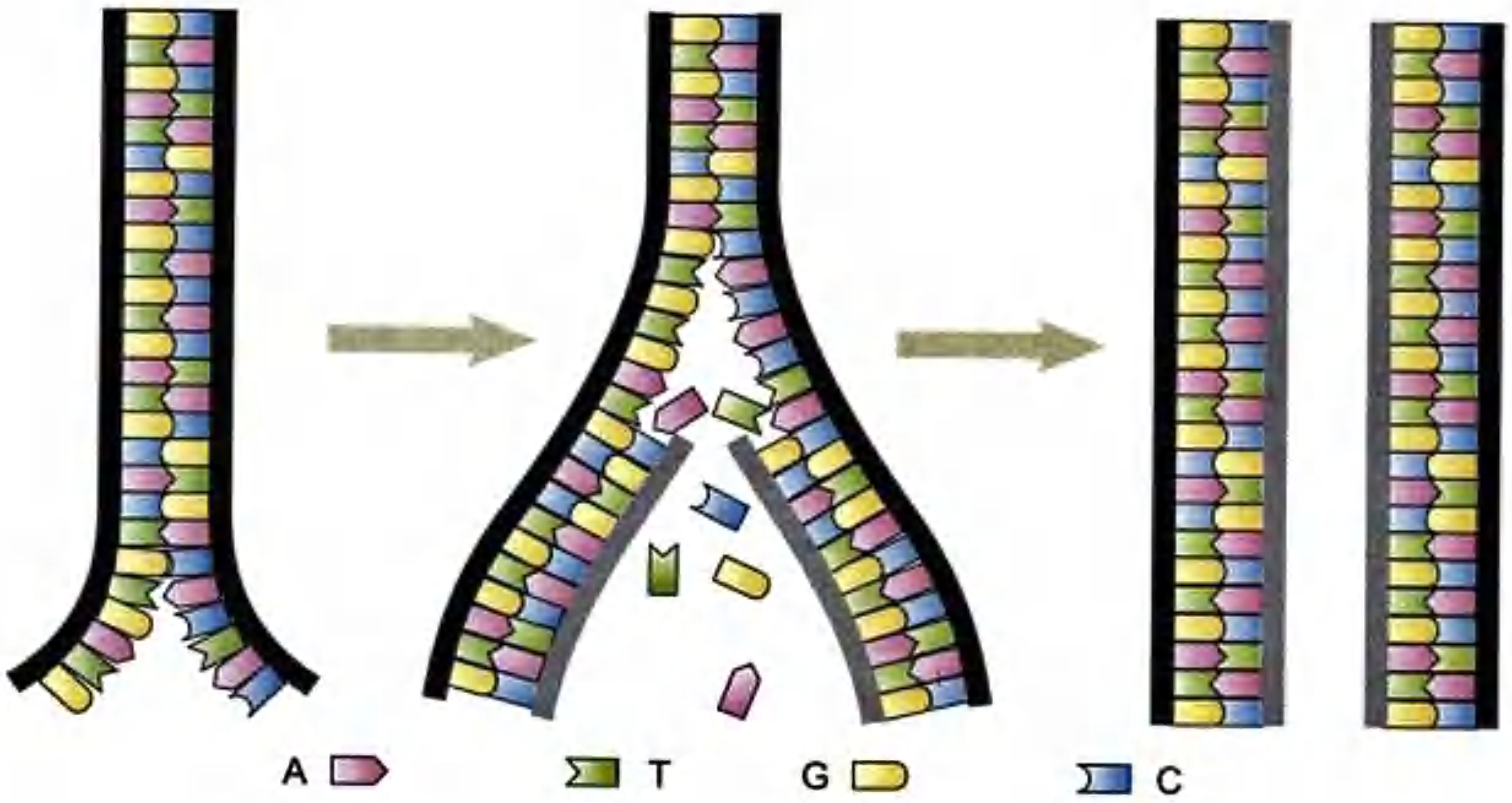


图2-21　DNA的半保留复制

$$\text{引物} + m\,\text{dNTP} \xrightarrow[\text{DNA 单链模板}]{\text{DNA 聚合酶}} \text{引物}(\text{-NMP})_m + m\,\text{PPi}$$

上述反应式说明：

① DNA 合成，要求 4 种脱氧核糖核苷三磷酸（dNTP，包括 dATP，dGTP，dCTP，dTTP）作为原料，而实际加入新合成核酸链的是脱氧核糖核苷一磷酸，即 dAMP，dGMP，dCMP，dTMP。

② DNA 合成需要引物（primer）。即可以和模板 DNA 的 5′ 端配对的一小段 RNA，新加上去的脱氧核糖核苷酸是加在引物上，使引物链由 5′ 向 3′ 方向延伸。

③ DNA 生物合成还需要一条 DNA 单链做模板（template），引物链应遵循配对原则先结合到模板链上去，向引物链上每新加上去一个核苷酸，都必须按照与模板上相应位置核苷酸配对的原则加以选择。实际上，胞内 DNA 生物合成均有校对机制，新加上去的核苷酸，凡与模板不配对的，都会被切下来。

④ 反应由 DNA 聚合酶（DNA polymerase）催化。反应的实质是在前后两个核苷酸之间生成磷酸二酯键，同时，脱下一个焦磷酸。焦磷酸水解所释放的能量，有利于反应向右进行。

3. RNA 生物合成的过程

前面已经介绍过，细胞内 RNA 大分子有 3 种类型——rRNA，tRNA 和 mRNA。它们都在蛋白质生物合成中起重要作用。3 种类型 RNA 的生物合成，都需要以 DNA 单链为模板，以 4 种核苷三磷酸为原料，在 RNA 聚合酶（RNA polymerase）的催化下完成：

$$\text{模板 DNA 单链} + n\,\text{NTP} \xrightarrow{\text{RNA 聚合酶}} \text{DNA 模板} + \text{RNA} + n\,\text{PPi}$$

4. 蛋白质生物合成的过程

从遗传学的角度看来，蛋白质的生物合成，就是基因的表达（关于基因的叙述参看本书第三章），就是基因所携带的遗传信息，如何体现在指导具有特定氨基酸序列的某种蛋白质的合成。

基因表达包含两大步骤：

（1）转录——mRNA 的生物合成

先是在细胞核内，以双链 DNA 中一条链为模板，指导合成碱基序列与之互补的信使 RNA（messenger RNA，mRNA）。这一步，遗传信息的传递均体现在“同一种语言”中（特定的碱基序列），称为转录（transcription）。

mRNA 生物合成需要一个关键的酶——RNA 聚合酶（RNA polymerase）。RNA 聚合酶具有以下几个方面的功能：

① 识别 DNA 大分子中某个基因表达的起始位点 [这是一段特殊的 DNA 序列，称为启动子（promoter）]，结合上去，开始转录。它能把所结合的两股 DNA 双螺旋链慢慢拉开，以其中一条 DNA 单股链作为互补合成 RNA 链的模板，称为“模板股”，另一条不作为模板的 DNA 单股链称为“有意义股”。实际上，新合成 RNA 链的碱基序列恰恰与 DNA 链有意义股的核苷酸序列一样，只是胸腺嘧啶残基的位置为尿嘧啶残基所代替。

② 以 DNA 链模板股为模板，以 ATP、GTP、CTP 和 UTP 为原料，按照碱基互补的原则，催化合成出一条 RNA 链来（图 2-22）。不同的基因指导合成出不同的 mRNA。所以，细胞内 mRNA 种类很多，大致反映出该细胞的蛋白质合成状况。分子生物学研究中，经常通过检测某种 mRNA，以了解某种蛋白质是否正在被合成。

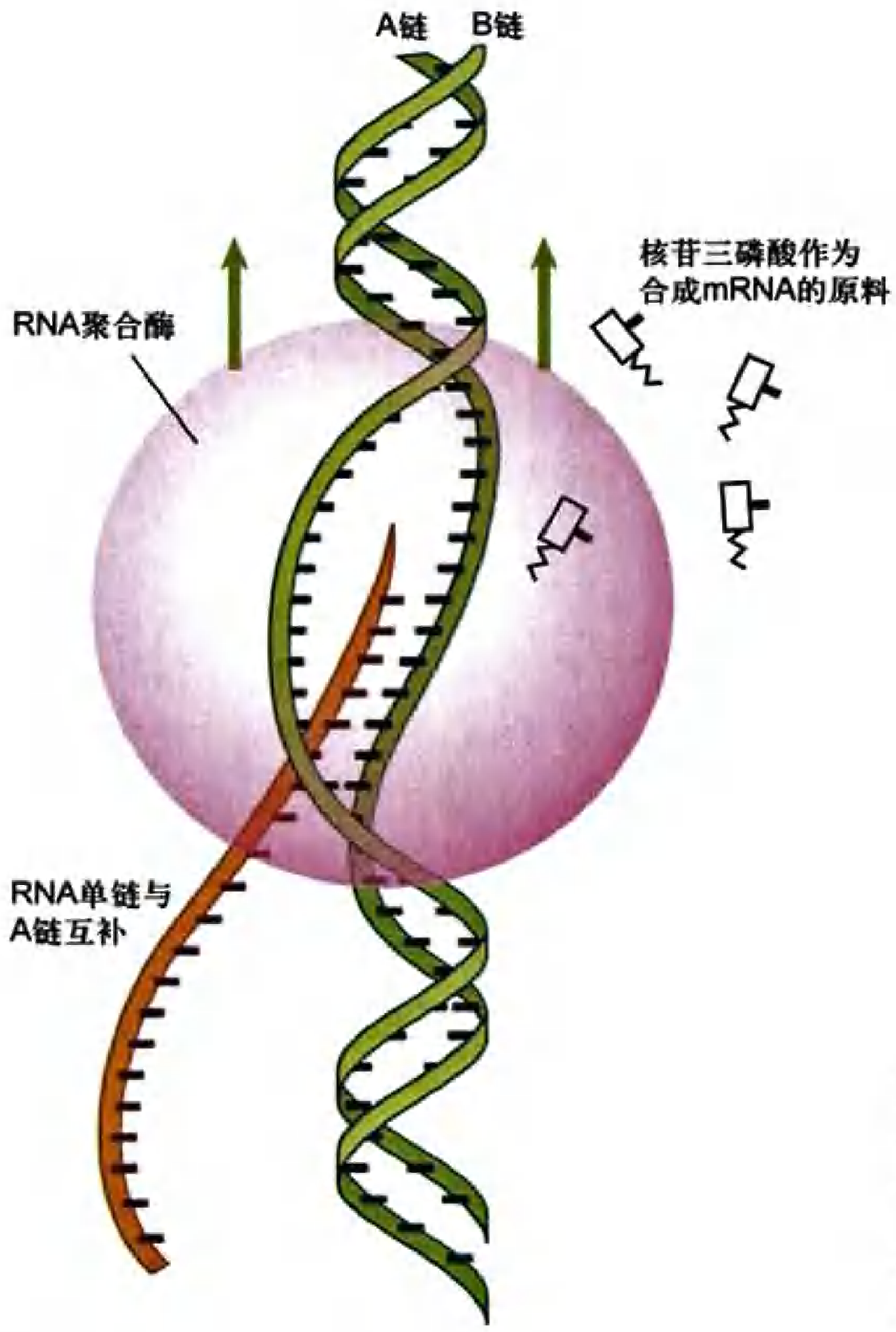


图2-22 mRNA的转录 mRNA转录合成时，DNA双链中只有一条链（图中A链）充当模板，通常称为模板链（或模板股）；不充当模板的另一条链（图中B链）称为编码链（或有意义股）。

（2）翻译——在 mRNA 指导下合成蛋白质

mRNA 从细胞核出来，进入细胞质，在那里，以 mRNA 为模板，指导合成特定氨基酸序列的某种蛋白质。这一步，遗传信息传递中，发生“两种语言的转换”，即由特定核苷酸序列转为特定氨基酸序列，称为翻译（translation）。

① 遗传密码表——两种语言的转换

体现在 mRNA 链中的信息来自基因，是以碱基序列为特征的。在以 mRNA 为模板，指导蛋白质合成过程中，需要实现向着以氨基酸序列为特征的“语言转换”。转换的规则是每 3 个核苷酸为一组，决定一个氨基酸，称为三联密码子（codon）。所有核苷酸三联密码子和 20 种氨基酸的对应关系，已有实验证明，并排列成遗传密码表（图 2-23）。

第二位 中间的碱基

第一位 5′端的碱基	U	C	A	G	第三位 3′端的碱基
U	UUU Phe	UCU Ser	UAU Tyr	UGU Cys	U
U	UUC Phe	UCC Ser	UAC Tyr	UGC Cys	C
U	UUA Leu	UCA Ser	UAA 终止	UGA 终止	A
U	UUG Leu	UCG Ser	UAG 终止	UGG Trp	G
C	CUU Leu	CCU Pro	CAU His	CGU Arg	U
C	CUC Leu	CCC Pro	CAC His	CGC Arg	C
C	CUA Leu	CCA Pro	CAA Gln	CGA Arg	A
C	CUG Leu	CCG Pro	CAG Gln	CGG Arg	G
A	AUU Ile	ACU Thr	AAU Asn	AGU Ser	U
A	AUC Ile	ACC Thr	AAC Asn	AGC Ser	C
A	AUA Ile	ACA Thr	AAA Lys	AGA Arg	A
A	AUG Met 起始	ACG Thr	AAG Lys	AGG Arg	G
G	GUU Val	GCU Ala	GAU Asp	GGU Gly	U
G	GUC Val	GCC Ala	GAC Asp	GGC Gly	C
G	GUA Val	GCA Ala	GAA Glu	GGA Gly	A
G	GUG Val	GCG Ala	GAG Glu	GGG Gly	G

图2-23 遗传密码表

数学计算表明，总共可以形成 $4^3 = 64$ 个三联密码子。但是，氨基酸只有 20 种。所以在遗传密码表中，我们可以看到：

- 大多数氨基酸拥有 2 个以上，甚至多至 6 个密码子。这种现象称为冗余性，又称简并性（degeneracy）。从信息传递的角度看来，冗余性有利于保证消除突变带来的差错。例如，脯氨酸对应的密码子有 4 个（CCU、CCC、CCA、CCG），如果密码子中第三位发生突变，无论变成哪个碱基，翻译出的结果总是脯氨酸。
- AUG 既是甲硫氨酸（原核细胞中为甲酰甲硫氨酸）密码子，又充当起始密码子（initiation codon），作为整条肽链合成的起点。
- 有 3 个密码子起着终止符号的作用，即 UAA、UAG、UGA，它们不对应任何氨基酸，只表明肽链合成的终了，可称为终止密码子（stop codon）。

② 蛋白质链合成的 4 个阶段

- 氨基酸活化（amino acid activation）：每个氨基酸都有各自特定的 tRNA 分子，氨

2-9 氨基酸的活化

基酸与相应 tRNA 的结合，称为氨基酸活化，需消耗 ATP 以提供能量。

● 肽链起始（图 2–24）：核糖体的两个亚基，先后装配到 mRNA 链中起始密码子的位置上去，具有与起始密码子（AUG）互补的反密码子（anticodon）（UAC）的 tRNA 带着甲硫氨酸来到，定位于 P 位点。核糖体上另一个位点（A 位点）处，mRNA 链上的三联密码子（图中示为 GCC），必然要求具互补反密码子的 tRNA 来配对，后者带来的氨基酸，实际上就是遗传密码表上 GCC 密码子所对应的丙氨酸。一旦 P 位和 A 位都有 tRNA 落定，核糖体行使其肽酰转移酶的功能，使 P 位点上氨基酸的羧基与 tRNA 脱开，转接到 A 位点氨基酸的氨基上去，形成第一个肽键。

● 肽链延伸（peptide chain elongation）：肽键形成后，P 位点上只有一个空载的 tRNA，此时，核糖体向前（向 mRNA 的 3′ 方向）移位，移动到下一个密码子的位置。原来在 P 位的空载 tRNA 移至 E 位后脱下，原在 A 位的 tRNA 连同它所连着的二肽移

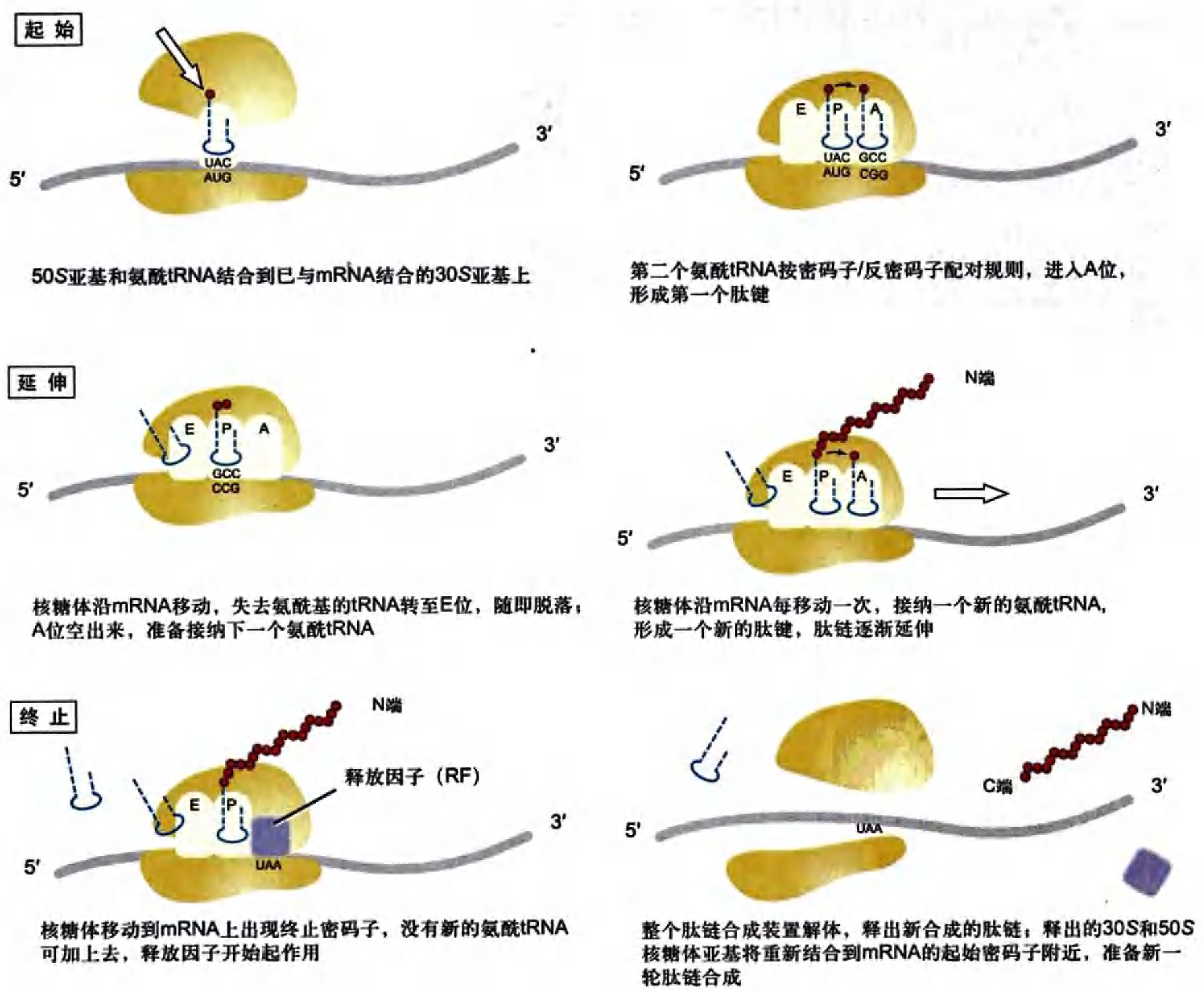


图2–24 蛋白质合成过程

到P位上，而A位上现在出现一个待配对的三联密码子，有待新的tRNA带着相应的氨基酸来落位。然后再形成新的肽键。如此重复，新合成的肽链不断延伸。

● 肽链合成终止：核糖体依次向前移位，直到遇上一个终止符号密码子，没有任何一种tRNA的反密码子可以和终止密码子配对，没有tRNA可以落位到新空出来的A位上去。瞬间空歇启动一系列肽链合成的终止反应，包括：已合成肽链释出，核糖体大小亚基分开，游离mRNA释出等等。以待新一轮肽链合成的起始。

以上关于蛋白质生物合成的叙述，已经大为简化了，实际情况要更为复杂得多，例如：参与每一阶段过程的，有好多种蛋白质，各自起着必要的协助或调节作用；一条肽链合成以后，甚至在合成过程中，还经历着多种修饰（modification），包括糖基化（glycosylation）、肽链折叠（peptide chain folding）等等，才能形成一个有生物功能的蛋白质分子。

五、细胞内代谢途径的区室分布

前已述及，真核细胞内由生物膜分隔形成许多细胞器，使胞内空间被隔成分离的胞内区室（intracellular compartment）。催化代谢反应的酶，常常按代谢途径分布在不同区室中。例如，糖酵解途径在细胞质中进行，而柠檬酸循环、呼吸链则位于线粒体中。这样的区室分布，可以带来以下几个方面好处：

2-10 代谢途径在细胞中的分布

① 参与同一条代谢途径的酶相对集中，甚至在膜上有序排列，有利于代谢途径内部的衔接和调控。

② 把分解代谢和合成代谢分隔开来，避免无意义的循环。

③ 一些代谢反应需要的原材料，需要在胞内各分隔区室间跨膜运输，这个过程也是代谢调控的重要环节。

思考题

1. 比较原核生物与真核生物的特征，列举它们的主要类群。
2. 什么是流动镶嵌模型？你是否知道其他有关生物膜的结构模型？
3. 列表整理几种主要细胞器的结构特征、功能和相关代谢途径。
4. 列举酶的作用特点和酶活性调节种类。
5. 查阅有关光反应和暗反应的早期研究工作，整理出人们对光合作用逐步形成完整认识的过程。
6. 生物氧化对生命活动有什么重要意义？
7. 归纳糖酵解和柠檬酸循环两条代谢途径的要点。
8. 比较分析物质进出细胞的几种方式。
9. DNA合成应有哪些成分参与？
10. 试述蛋白质合成过程中转录和翻译的主要过程。

推荐阅读材料

王镜岩，朱圣庚，徐长法. 生物化学. 下册[M]. 3版. 北京：高等教育出版社，2002.

Voet D J. Biochemistry. 2nd ed. New York: John Wiley & Sons, Inc, 1995.

第三章 细胞的分裂、分化、衰老、死亡与癌变

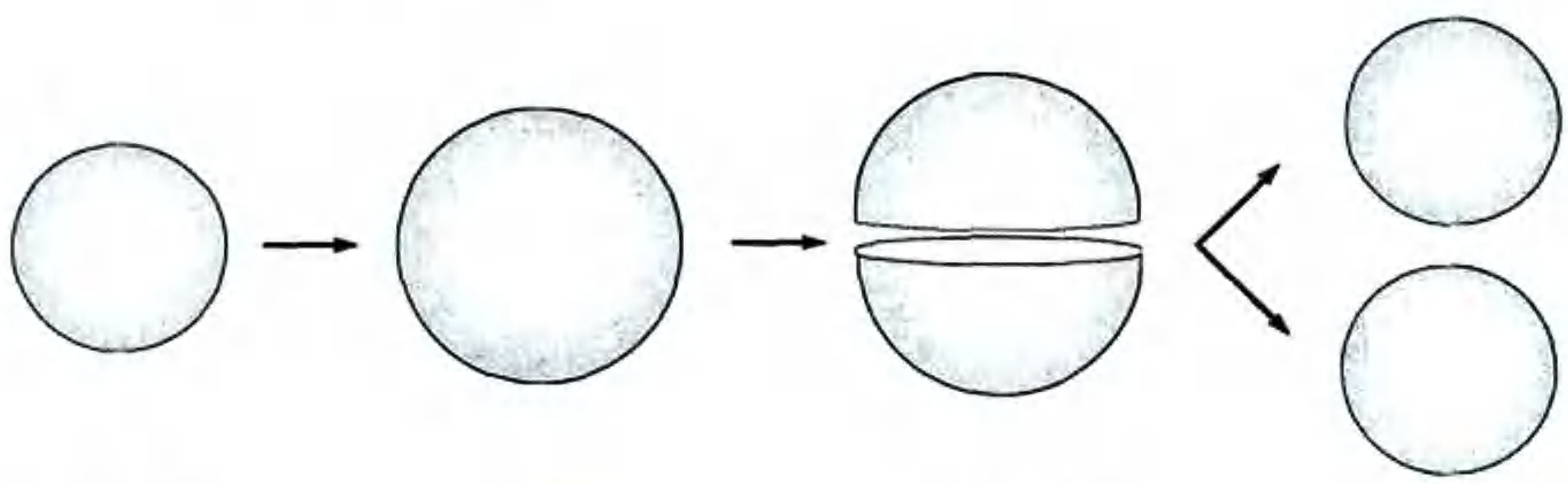
第一节 细胞分裂

一、为什么细胞需要分裂

细胞分裂（cell division）是细胞繁衍、增殖的主要方式。

如图 3-1 所示，随着细胞的生长，细胞体积以几何级数增大，而细胞表面积仅以算术级数增大，结果，单位体积细胞内含物所分摊到的表面积日益缩小，通过表面积进行的物质进出愈益受限，成为细胞代谢生长的限制因素。这样，就形成促使细胞分裂的内在动力。细胞一分为二，表面积骤增，使表面积与体积之比缩小的矛盾得以解决。

真核细胞分裂主要有两种方式：有丝分裂和减数分裂。减数分裂仅见于真核生物有性生殖过程中配子（精子和卵子）生成阶段，有丝分裂则普遍见于真核生物体细胞的增殖中。酵母细胞的出芽增殖在许多方面与有丝分裂极为相似。细菌等原核细胞的分裂不属于有丝分裂，只是简单的二等分裂。



半径	1 μm	1.25 μm	1.25 μm	1 μm
表面积	12.6 μm^2	19.6 μm^2	29.4 μm^2	12.6 μm^2
体积	4.2 μm^3	8.2 μm^3	8.2 μm^3	4.2 μm^3
表面积：体积	3 : 1	2.4 : 1	3.6 : 1	3 : 1

图3-1　细胞表面积与体积之比

二、细胞周期和染色体

1. 细胞周期

连续观察处于旺盛生长并不断分裂状态中的细胞，可以看到，细胞在形态上发生周期性变化；有一段时间可以看到细胞分裂过程的明显变化，从一个母细胞（mother cell）生成两个子细胞（daught cell），称为分裂期（M 期）；然后，从子细胞产生至下一次分裂开始，经历一段较长时间的分裂间期。分裂间期中，细胞在为下一次分裂做准备。用放射性同位素标记的方法，可以检测到，分裂间期里有一段时间，细胞活跃地摄入标记的胸腺核苷，意味着这段时间内，细胞活跃地进行 DNA 合成，所以把这段时间称为合成期（S 期）。处于 M 期和 S 期中间的前后两段时间分别称为：第一间期（G_1）和第二间期（G_2）。这样，现在公认的细胞分裂周期，即细胞周期（cell cycle），由 4 个阶段组成：M 期、G_1 期、S 期、G_2 期（图 3-2）。

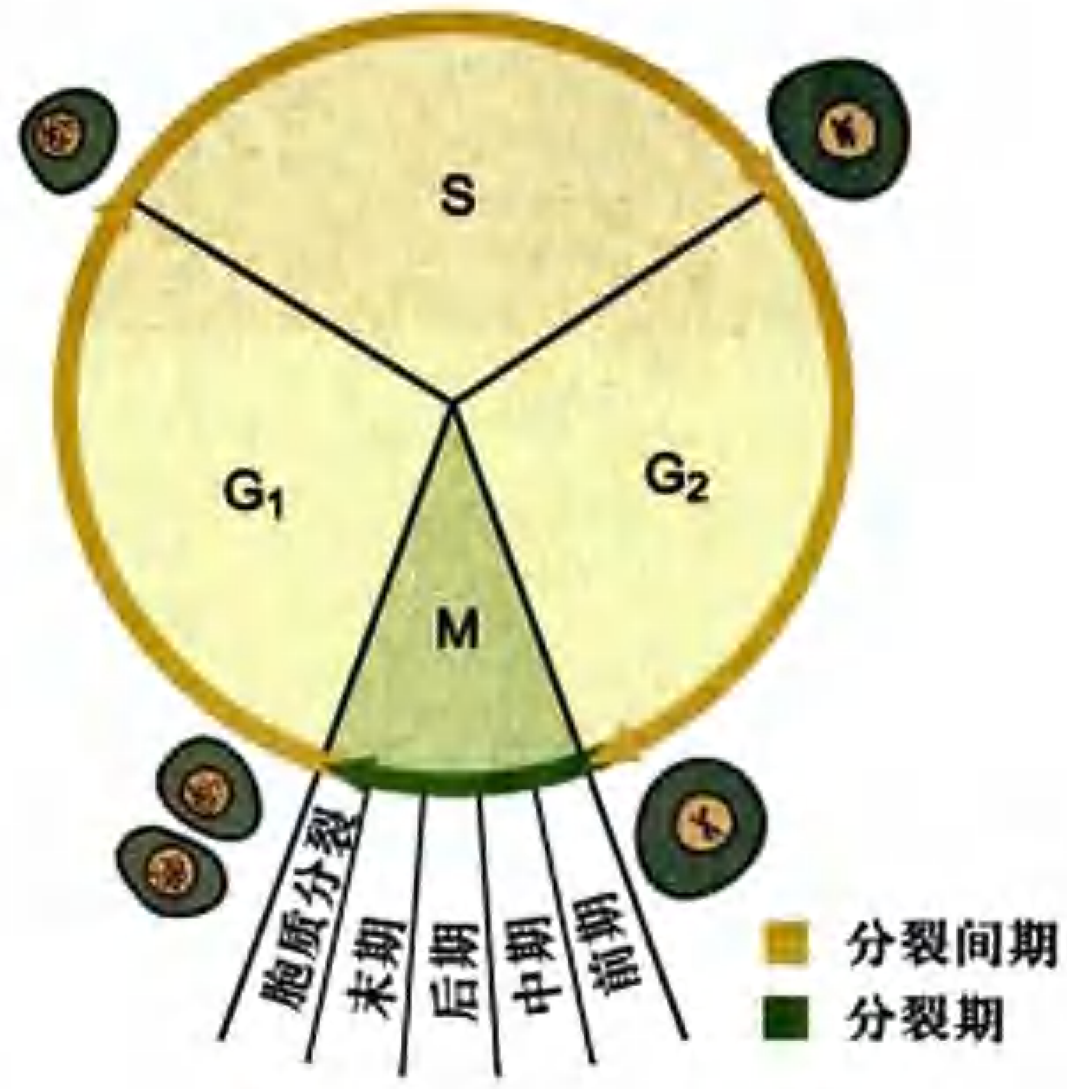


图 3-2　细胞分裂周期

动植物细胞的细胞周期大约 20 h，其中分裂期才占 1～2 h。哺乳动物受精卵刚开始分裂时，细胞周期很短，不足 8 min，这是因为受精卵已贮备有足够的分裂所需要物质，只待 DNA 复制完成，即行分裂，原核细胞如大肠杆菌的分裂周期约需 20 min。

2. DNA 复制和染色体形成

（1）染色质存在于分裂间期的细胞核中

DNA 位于细胞核中，没有进行分裂以及处于分裂间期（interphase）的细胞中，核内的 DNA 长链在组蛋白帮助下，盘绕成核小体（nucleosome）。在电镜下可以看到由 DNA 链连着的串珠状核小体，组成染色质（chromatin）（图 3-3）。染色质没有过度包装，有利于 DNA 链上的一个个基因在细胞生命活动中选择性地表达。

（2）染色体只出现于细胞分裂过程中

3-1　染色体模式图

染色体（chromosome）出现于 M 期的前期（参看后面有丝分裂的叙述）。在染色体出现之前，DNA 复制已经完成。所以，每条染色体都由两条相同的姐妹染色单体组成，相当于 DNA 复制后得到的两个子代 DNA 分子。染色体的形成可以看做是在染色质的

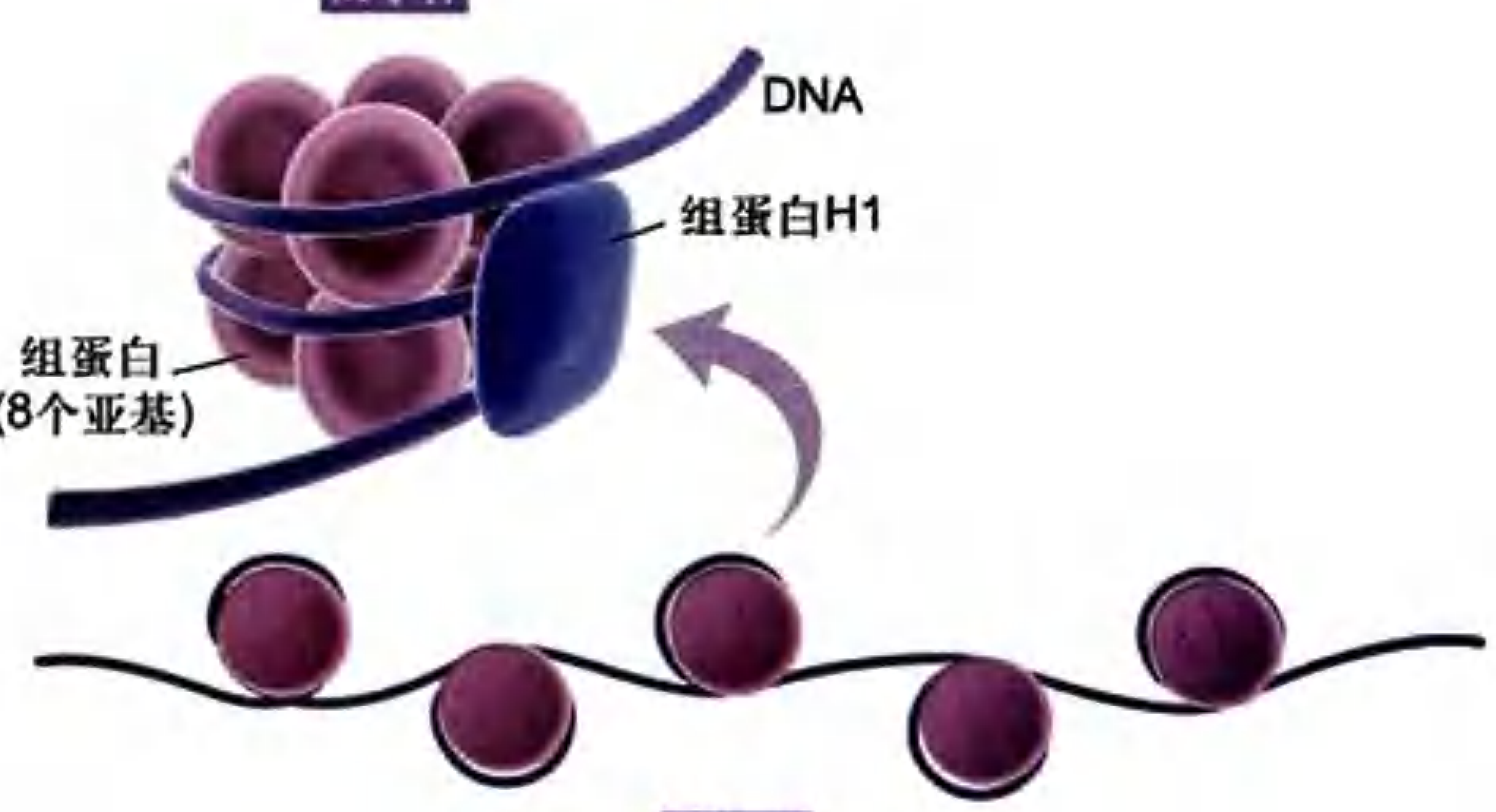


图3-3　核小体和染色质

基础上，反复盘绕折叠，高度包装而成。人体细胞的 DNA 链平均长度约为 5 cm，而人的染色体平均长度不超过 2 ～ 3 μm。

两条姐妹染色单体通过着丝粒（centromere）连在一起。于是，每条染色单体都被着丝粒区分为长臂和短臂。着丝粒中间有丰富蛋白质的区域，称为动粒（kinetochore）。在光镜下观察，通过一定的染色处理，染色体呈现出亮暗相间的条带，反映出染色体不同部位的组成特征，也方便染色体上基因定位的描述。各个染色体的带型——条带的数目、位置、大小、分布等——是稳定的，也提供了区分染色体的特征。

3-2 人体细胞的46条染色体图

每条染色体的两头具有特殊结构，称为端粒（telomere）。端粒中含有特殊的 DNA 端粒序列和独特的端粒酶，该酶由酶蛋白和一小段 RNA 组成。体细胞每分裂一次，端粒 DNA 序列就缩短一截。有人认为，这是细胞衰老的原因之一。

三、有丝分裂

真核生物体细胞分裂过程称为有丝分裂（mitosis）（图 3-4）。有丝分裂的全过程发生在细胞周期的 M 期，可以区分为 4 个阶段，再加上（细）胞质分裂，完成从一个体细胞分裂产生两个体细胞的全过程。

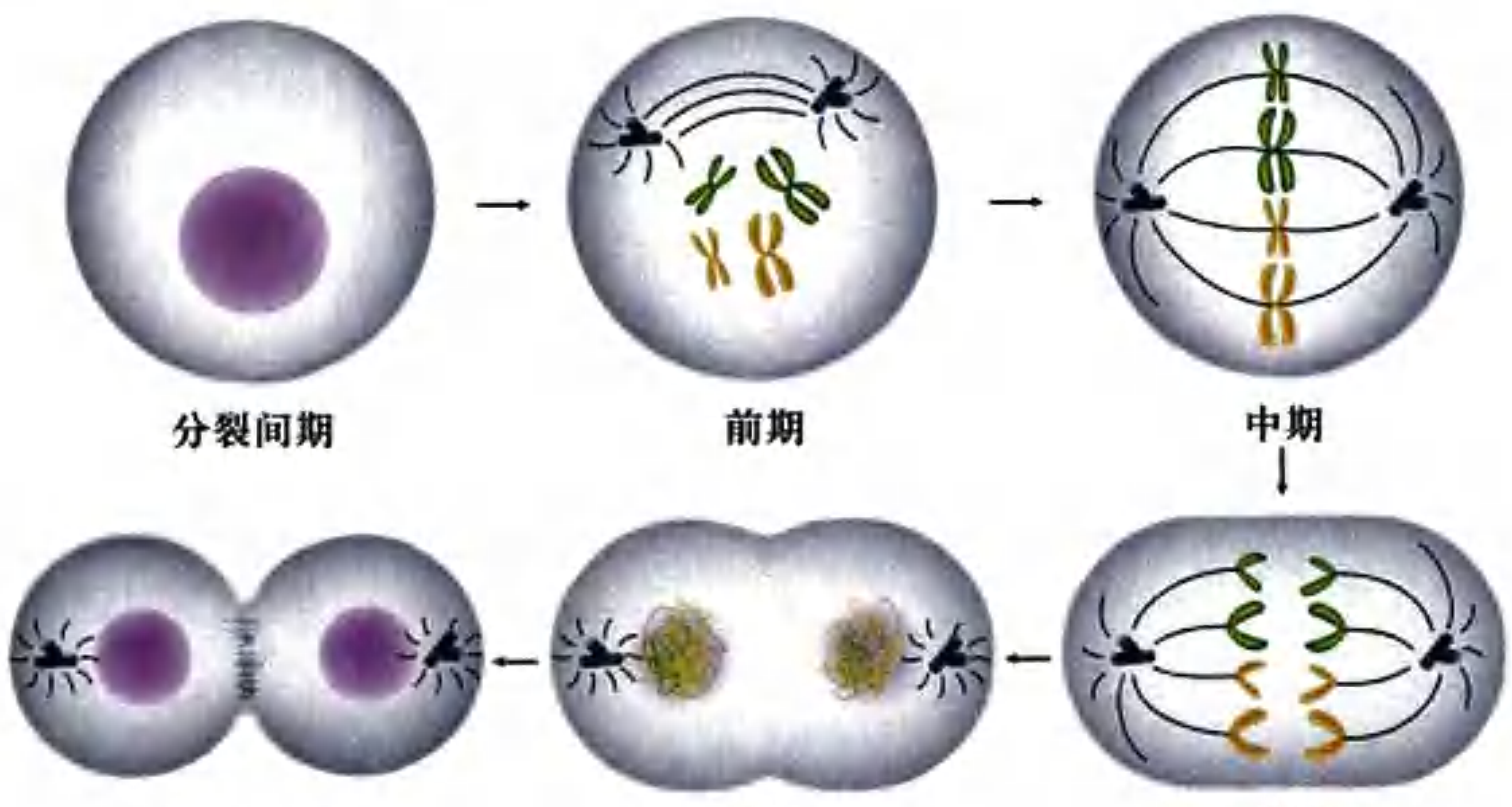


图3-4 有丝分裂

（1）前期（prophase）

主要特征是核膜消失，染色体逐渐形成，纺锤体（spindle）显现。

（2）中期（metaphase）

主要特征是染色体排列在细胞中部的赤道板（equatorial plate）上，着丝粒逐渐分为两个，意味着姐妹染色单体准备分开。

（3）后期（anaphase）

随着与着丝粒相连的微管蛋白的收缩，姐妹染色体分开，分别被拉向细胞的两极。与此同时，连在两侧的纺锤体极上的另一套微管使细胞被拉长。

（4）末期（telophase）

已被分开到两侧的两组姐妹染色体逐渐回复到染色质状态，核膜重新形成，可以看到两个细胞核和核内的核仁。

(5)细胞质分裂(cytokinesis)

前述 4 个期都以细胞核及核物质的变化为主要标志。细胞质分裂(又称胞质分裂)从中后期开始，赤道面附近的细胞质渐渐呈现向内的凹沟，到末期，细胞中部逐渐形成隔膜，将细胞分隔为两个子细胞。

四、减数分裂

真核生物的生殖细胞(精子细胞或卵细胞)专门执行有性生殖的功能，从体细胞产生生殖细胞的过程，要经历减数分裂(图 3-5)。

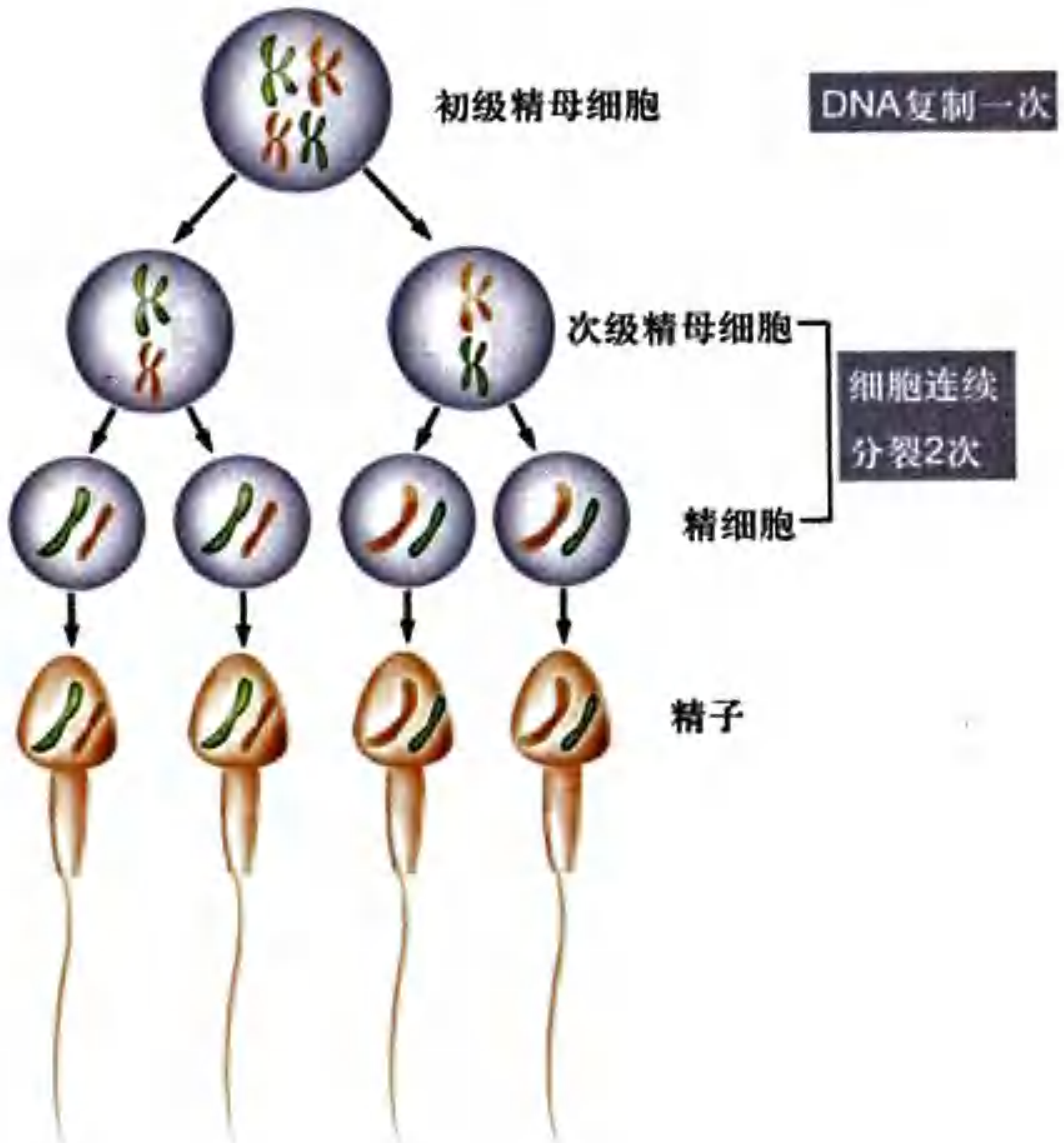


图3-5　精子产生过程中的减数分裂

1. 2*n* 细胞经减数分裂产生 *n* 细胞

一般认为，真核生物体细胞中染色体数目都是偶数，究其根源，可以看做是两套染色体——一套父源的，一套母源的——混在一起。例如，人的体细胞有 46 条染色体，在光镜下仔细区分，可以看出两两成对，共 22 对，加上第 23 对性染色体(XX 或 XY)。所以体细胞一般称为二倍体($2n$)细胞，意味着它有两套染色体，两套基因组。生殖细胞(精子细胞或卵细胞)则只有一套染色体，一套基因组，称为单倍体(n)细胞。这样，才能保证有性生殖中，精卵结合而成的合子($n+n=2n$)又回复到 $2n$ 细胞，成为下一代个体生长发育的起点。

从 $2n$ 的体细胞产生出 n 的生殖细胞，需要一种机制，以保证每个生殖细胞都得到完整的一套染色体，一套基因组，不多也不少，这种机制就是减数分裂(meiosis)。

2. 减数分裂中的三大特征事件

与有丝分裂相比，减数分裂过程中有三大特征事件，是有丝分裂中不曾看到过的。

(1)染色体数目减半

有丝分裂中，DNA 复制一次，细胞分裂一次。从二倍体($2n$)细胞开始，DNA 复制后经历短暂的 $4n$ 阶段，待到细胞分裂完成，得到两个 $2n$ 的子细胞。而在减数分裂时，

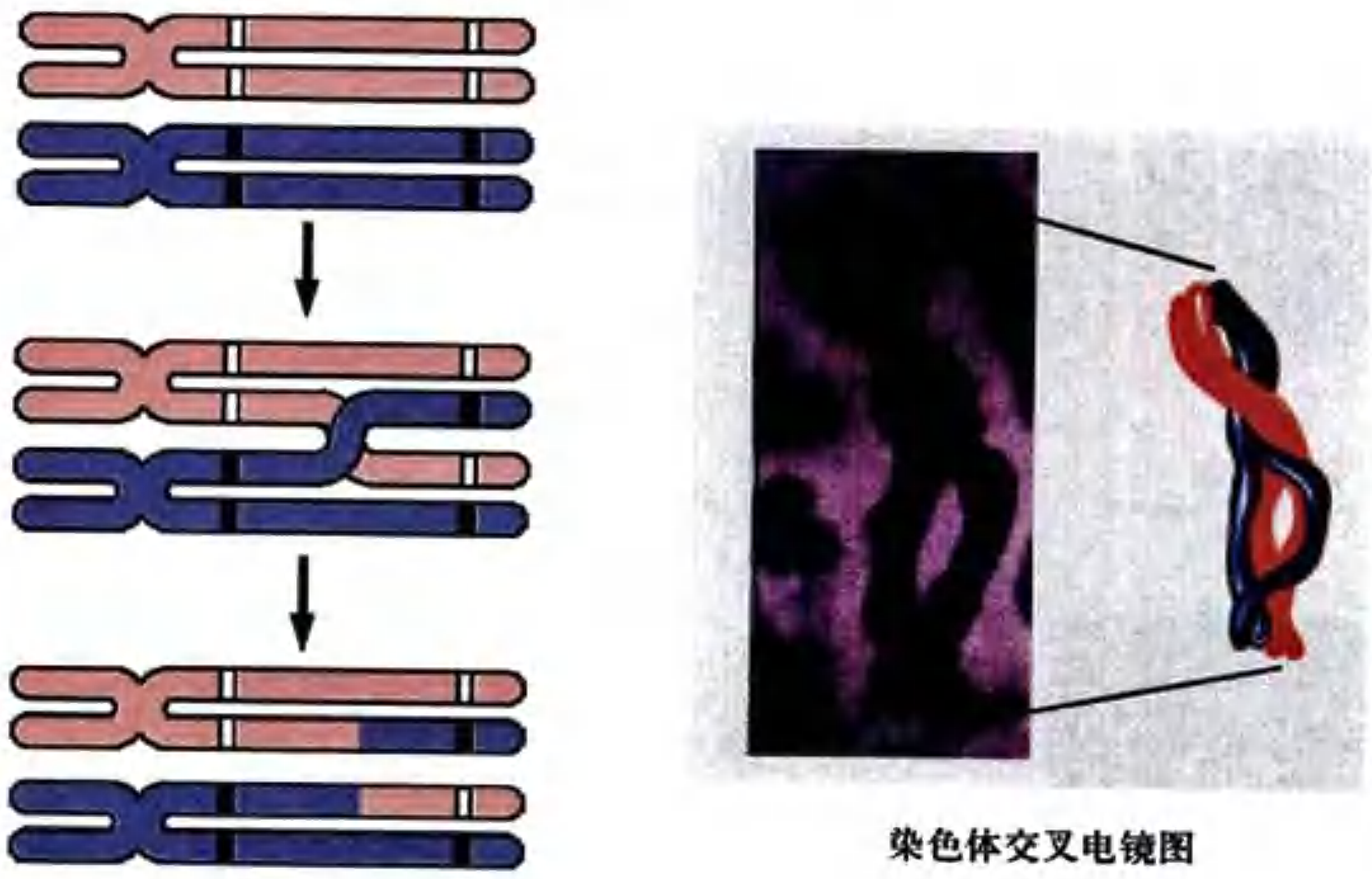
DNA 复制一次，细胞却连续分裂两次。从二倍体（$2n$）细胞开始，DNA 复制后有一个短暂的 $4n$ 阶段，再连续分裂两次，最终产生 4 个单倍体（n）细胞。

（2）同源染色体配对

在减数分裂的第一次分裂过程中，发生同源染色体配对，即来自父源的和来自母源的同源染色体双双配对，1 号染色体与 1 号染色体配对，2 号染色体与 2 号染色体配对……这是有丝分裂中不曾见的。所谓配对，不仅两条同源染色体紧靠在一起，它们的侧面还紧紧相贴，形成紧密联系的结构，称为联会复合体（synapsis complex）。

（3）染色体交叉——基因重组

更为重要的是，相互紧贴在一起的同源染色体，还发生交叉（cross over，即 chiasma）（图 3-6），其结果是，来自父源的一条姐妹染色体单体上的一段和来自母源的姐妹染色单体上的相应一段，互相交换和重接。这样，也把相应的一部分基因带了过去，造成基因重组（gene recombination）。



染色体交叉模式图

染色体交叉电镜图

图3-6　减数分裂中染色体交叉

3. 减数分裂使生殖细胞的遗传多样性大为增加

上述染色体交叉造成基因重组，显然使每条染色体的基因组成复杂化，增加了生殖细胞的遗传多样性。

不仅如此，减数分裂中还有使遗传多样性增加的另一种机制。在有丝分裂过程中，每条染色体的姐妹染色单体被分到两个子细胞中，保证了遗传信息准确地传递到两个子细胞。类似的过程发生于减数分裂的第二次细胞分裂。而在减数分裂的第一次细胞分裂过程中，发生同源染色体配对，然后，动粒微管的收缩，使一对同源染色体分开，父源的和母源的同源染色体分别趋向一极，即各进入一个子细胞。恰恰就在两条同源染色体分开时，可以发生多种组合。任何一对同源染色体在分开时，父源的可能进入子细胞甲，母源的可能进入子细胞乙；也可能恰恰相反，父源的进入子细胞乙，而母源的进入子细胞甲。这样，随着同源染色体数目的增大，组合的可能性极大地增大。这也就意味着遗传多样性的极大扩增。人细胞有 23 对同源染色体，它们在重组时就可能出现 2^{23} 种组合方式。也就是说，如果仅仅考虑这一点，在生成精子细胞时，每 2^{23}

个以上精子细胞，才可能出现2个遗传特征一模一样的精子细胞。

总之，减数分裂的机制，使生殖细胞，从而也使后代受精卵细胞的遗传多样性（gene diversity）大为增加。比起无性生殖来，有性生殖的后代比它们的亲代有更强的适应能力。所以，有性生殖的出现是生物进化历史上一步大的飞跃。

第二节 细胞分化

多细胞生物体是由多种多样细胞组成的。例如，成人体内细胞总数约为 10^{14} 个，细胞种类多达200余种（图3-7）。这么多种细胞，最初都是来自一个受精卵。可见，这里经历一个细胞分化的过程。一个或一种细胞，其分裂增殖产生的后代细胞，在形态、结构和功能上相互间不同，并与亲代细胞也不相同，这个过程称为细胞分化（cell differentiation）。

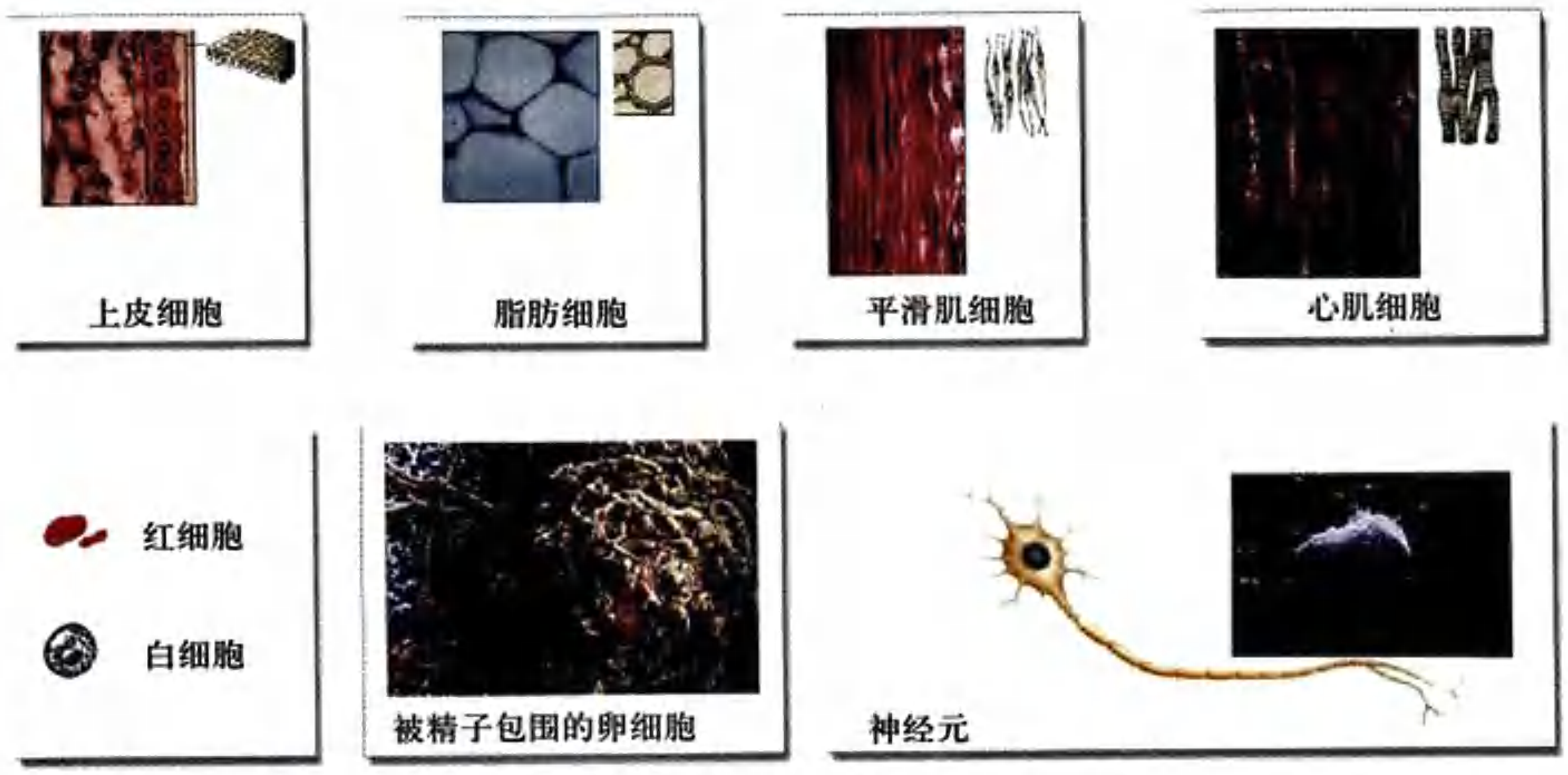


图3-7 各种人体细胞

一、个体发育通过细胞分化来实现

经有性生殖产生的生物个体，都是从受精卵开始。由受精卵长成完整成年个体的过程，称为个体发育（development）。显然，个体发育过程，不仅仅是细胞数量的增加，更重要的是细胞分化过程的展开。从近代生物学角度来看，联系个体发育来理解细胞分化，应包括以下内涵：

① 细胞分化起始于基因表达调控，一部分基因关闭，另一部分基因打开，以及基因表达强度的调控。

② 分化细胞之间的差异，归根到底在于不同蛋白质的表达。

③ 分化过程通常是不可逆的。分化终端的细胞一般不再分裂，稳定地具有一定的特征，执行一定的生理功能，渐渐地走向衰老与死亡。如果，少数分化终端细胞竟然逆向恢复生长分裂的能力，称为去分化（dedifferentiation），往往可能是细胞癌变的征兆。

④ 细胞分化大量地出现在成年阶段以前。个体发育达到成年阶段后，大多数细胞不再分化。但是，仍有一部分细胞的分化，在生物个体整个一生中都会持续进行。例如，

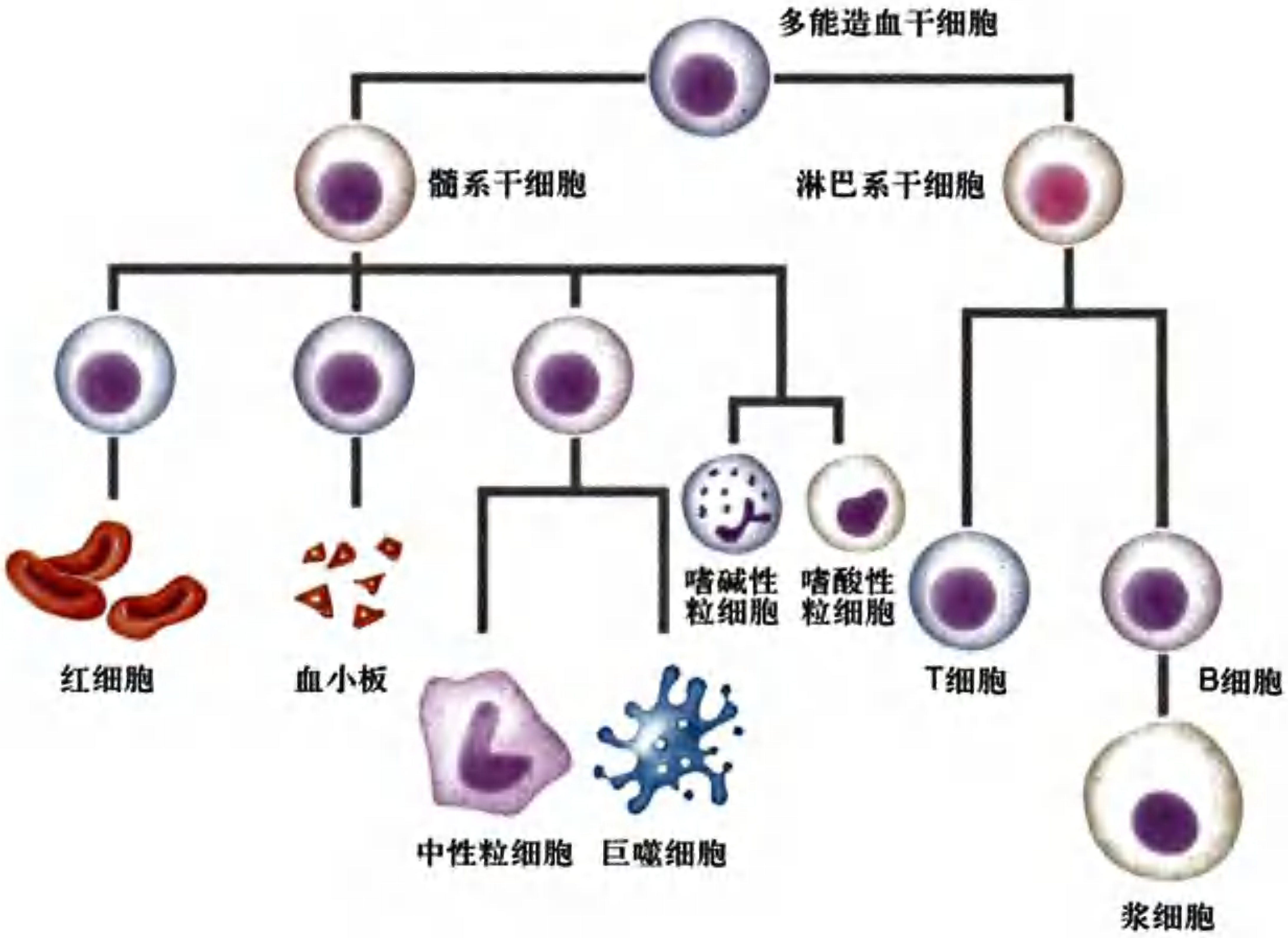


图3-8　血细胞分化

哺乳类动物的骨髓中，终生都在发生血细胞的分化成熟（图 3-8）。

二、细胞的分化发育潜能

细胞分化的不可逆性突出表现在，随着发育过程向前推进，细胞的分化发育潜能愈来愈窄。达到分化终端的成熟细胞，已没有分化发育潜能可言。通常，细胞的分化发育潜能可区分为以下几种情况：

（1）全能性（totipotency）

具有能够使后代细胞分化出各种组织细胞，并发育成完整个体的潜能，这样的情况称为全能性。受精卵的分化发育潜能是全能性的。

（2）多能性（pluripotency）

有的细胞具有使后代细胞分化出多种组织或细胞的潜能，但已不能发育成完整个体，这样的情况称为多能性。例如，多能生血干细胞具有多能性分化发育潜能。

（3）单能性（monopotency）

有的细胞的发育潜能更窄，只能使后代细胞发育成一种细胞，称为单能性。如单能生血干细胞。值得注意的是，具有单能性分化发育潜能的细胞，仍然与分化发育终端的细胞不同，后者也许还能分裂，但已不具分化发育潜能。

三、细胞分化中细胞质的重要作用

如前所述，基因表达的调控是细胞分化中的关键，因此，细胞核在细胞分化中的重要作用是毋庸置疑的。然而，一系列实验证明，细胞质在细胞分化中亦起着极为重要的作用。

1. 植物体细胞仍具全能性分化发育潜能

插枝、块茎或块根繁殖等沿用已久的生产技术显示，高度分化的植物组织仍具有全能性。20 世纪 70 年代初，从处于分化终端的单个胡萝卜体细胞，培养出完整可育的

🎬3-3 从植物体细胞分化出完整植株

胡萝卜植株，用严格的实验证明了，高度分化的单个植物细胞仍具有全能性，运用适当的技术方法，有可能使它分化发育出完整的正常植物个体。

2. 动物细胞的核移植实验

动物则完全是另一回事。虽然低等无脊椎动物被证明有很强的再生能力，例如，切去蜗虫身体的一部分，还能再生长出来。但是，试图从一个分化终端的动物体细胞发育出一个完整的动物个体的实验，很难成功。那么，随着分化发育向前推进，动物细胞丧失分化发育潜能的原因何在？

（1）用两栖类做的细胞核移植实验

20 世纪 50 年代里，用两栖类做的细胞核移植实验首先取得成功。从豹蛙囊胚期胚中分离出单个细胞，取出其细胞核，移植到预先去核的卵母细胞中，经过精心培育，这个核移植细胞居然分化发育成蝌蚪，并进而变态发育为正常可育的成体豹蛙。在这个实验里，细胞核来自囊胚细胞，处于受精卵分化发育的早期阶段，还不能说是高度分化了的细胞。后来另有一个实验，从爪蟾蝌蚪肠上皮细胞中取细胞核，移入经紫外线照射破坏了染色体的未受精卵中，得到核移植细胞，也分化发育为成体爪蟾。这些实验绕过有性生殖过程，繁殖出新一代，可以看做是最早的脊椎动物克隆实验。

🎬3-4 爪蟾核移植实验

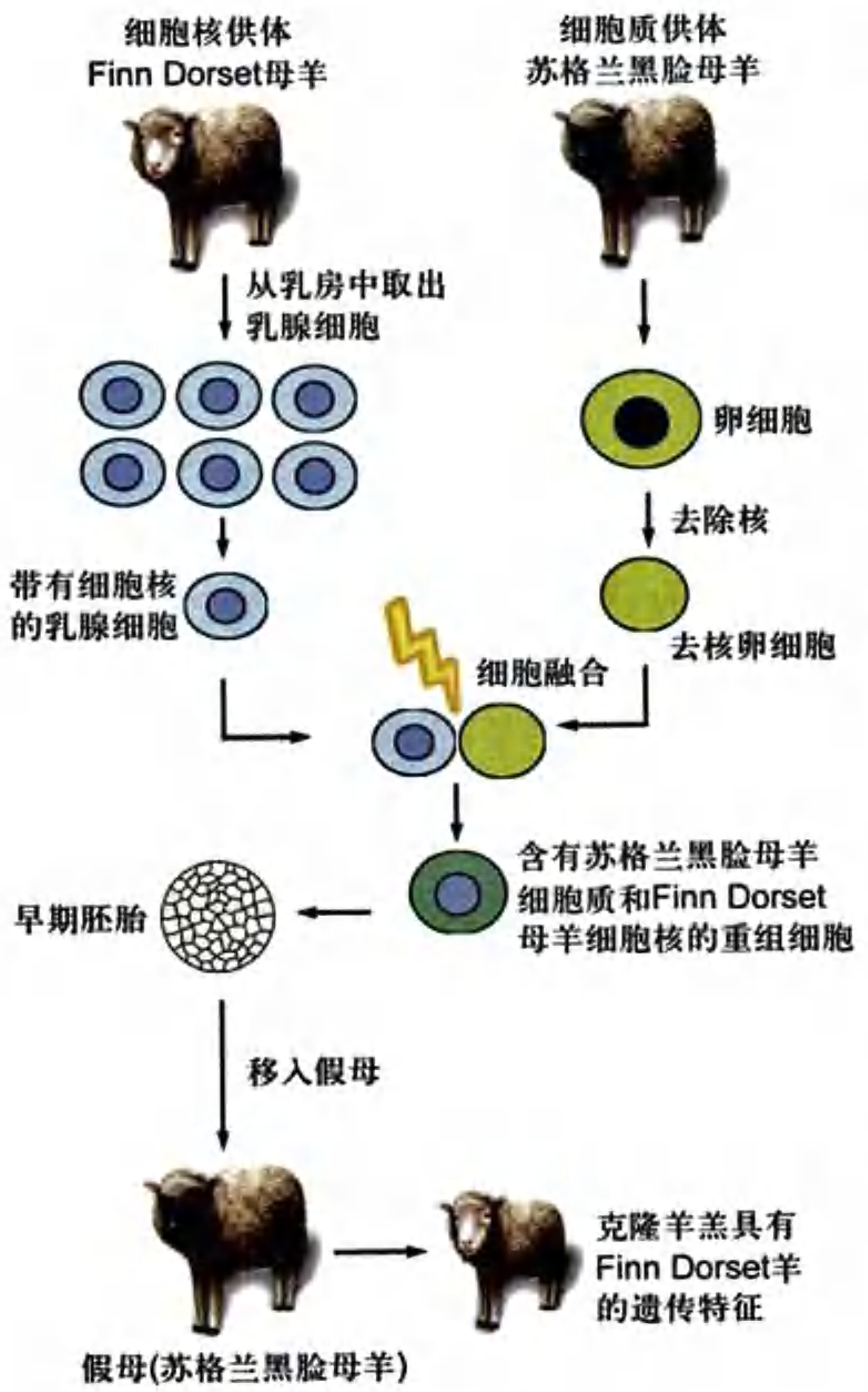


图3-9 克隆羊实验

（2）核移植实验也在哺乳类取得成功

到了 20 世纪 80 年代，用小鼠作的核移植实验取得成功。把小鼠的囊胚期细胞的细胞核移入到去核的受精卵中，核移植细胞在体外培育至囊胚期，再移入雌性小鼠（称为假母）子宫内，成功地生出小鼠，其遗传特征与供给细胞核小鼠一致。

（3）多莉羊的诞生——大型哺乳类动物克隆成功

从小鼠到较大的哺乳类，核移植实验又经过了十几年探索。1997 年，英国罗斯林研究所的一个研究小组，取得克隆羊的成功，引起极大轰动（图 3-9）。他们从成年母羊乳腺中分离细胞，取得细胞核，移入到预先去核的未受精卵细胞中去；核移植细胞在体外培育至囊胚期，再移入到充当假母的母羊子宫里去，最后成功地产出羊崽，其遗传特征与提供细胞核的羊一致。

3. 存在于细胞质中的分化决定因子

一系列动物细胞核移植实验，初步揭示出动物细胞分化发育潜能变化的奥秘。

① 几次实验中，供给核的细胞在分化程度上跨度很大，从囊胚期细胞到高度分化的体细胞，都能取得克隆的成功，说明这些细胞的细胞核中，都仍保持着足以分化发育成完整个体的全套基因。可见，动物细胞在分化发育进程中，分化发育潜能的变窄，并不是由于细胞核中基因的丢失。

② 几次实验，对接受核移植的细胞的选择较为严格：或是卵母细胞，或是卵细胞，或是尚未分裂的受精卵细胞。这些细胞都经预先去核，或破坏核物质的处理，说明在以后帮助移入核分化发育中起关键作用的是细胞质成分。很可能，受精卵一

旦分裂，并进入分化进程后，其细胞质中的关键成分起了变化，细胞便失去充当核受体的资格。

③ 深入的生物化学研究证明，细胞质中决定细胞分化发育的关键成分——又称为形态发生决定因子（morphogenetic determinant）——是一些核糖核酸大分子（RNA）。实际上，在母体生成卵细胞时，就准备着一大批 RNA，其分子种类可达数万种，有些是以核糖核酸蛋白（RNP）颗粒形式贮存着，供将来受精卵分化发育时使用。随着受精卵分化发育过程向前推进，这些决定因子逐渐消耗掉。所以，进入发育分化进程，或达到发育终端的动物细胞，其分化发育潜能锐减，不再具有全能性。

四、干细胞研究的进展和应用

1. 干细胞的概念及特性

干细胞（stem cell，SC）是体内存在的一类具有自我更新和分化潜能的细胞，可区分为胚胎干细胞和成体干细胞两大类。

依据分化潜能，干细胞又可分为全能、多能、专能 3 类。全能干细胞具有发育成一个完整生物机体的潜能，受精卵及其早期分裂出的一些细胞是全能干细胞。多能干细胞能产生多种类型的细胞，但不能发育为一个完整的生物体；胚囊中的内细胞是多能干细胞。专能干细胞能产生一种具有特殊功能的细胞，如神经干细胞、肌肉干细胞等。

（1）胚胎干细胞

胚胎干细胞（embryonic stem cell, ESC）于 20 世纪 50 年代从小鼠中发现，1998 年从人囊胚内细胞群和人胚胎生殖脊中分离培养建立胚胎干细胞系，被公认为是干细胞研究标志性突破。

胚胎干细胞具有以下特性：① 形态特征与早期胚胎细胞相似，体积小，核大，核质比高，有一个或多个突出的核仁。② 有自我更新和无限增殖的能力。③ 具有发育的全能性或者多能性。④ 并有培养细胞的所有特征，可在体外培养、克隆、冻存及进行遗传操作而不失其多能性。

（2）成体干细胞

成体干细胞是存在于儿童和成人组织中的具有多向分化潜能的一类细胞，目前在几乎所有成年组织中均有发现，例如造血干细胞、神经干细胞、肌肉卫星细胞、皮肤干细胞和脂肪干细胞等。以前认为，成体干细胞只能分化成其所在组织的各种细胞类型。近年来的一些实验显示，成体干细胞也具有分化为其他组织的细胞类型的能力，称为“可塑性”或“横向分化”，例如，2000 年报道，鼠类的虹膜睫状缘色素上皮细胞在体外培养能够分化得到视网膜类的祖细胞，这些祖细胞具有胚胎干细胞的表面标记并且能够自我更新，进一步分化得到杆状感光细胞、双极神经元以及 Müller 氏神经胶质细胞，可用于修复受损的视网膜。

与胚胎干细胞相比，成体干细胞来源丰富，取材相对容易，并且避免了伦理方面的问题。因此，应用成体干细胞治疗疾病已成为当今研究的热点。

3-5 几种成体干细胞研究进展

2. 干细胞的临床应用

成体干细胞的应用打破了用于临床治疗的干细胞只能来源于胚胎或受精卵的限制。干细胞治疗疾病较传统方法具有很多优点，如低毒性（或无毒性）；不需要完全了解疾

病发病的确切机制；还可能应用自身干细胞移植，避免产生免疫排斥反应。另外，细胞体外制造人体器官可应用于临床移植治疗，来替代病变或衰老的组织器官。

近年来，在干细胞的临床应用方面，相当活跃的工作包括：将皮肤干细胞用于组织工程学的人工器官制作，用造血干细胞治疗血液系统肿瘤，用干细胞治疗神经性疾病，用干细胞修复心脏，用干细胞治疗糖尿病，以及肿瘤干细胞用于靶向治疗研究（图 3-10）等等。

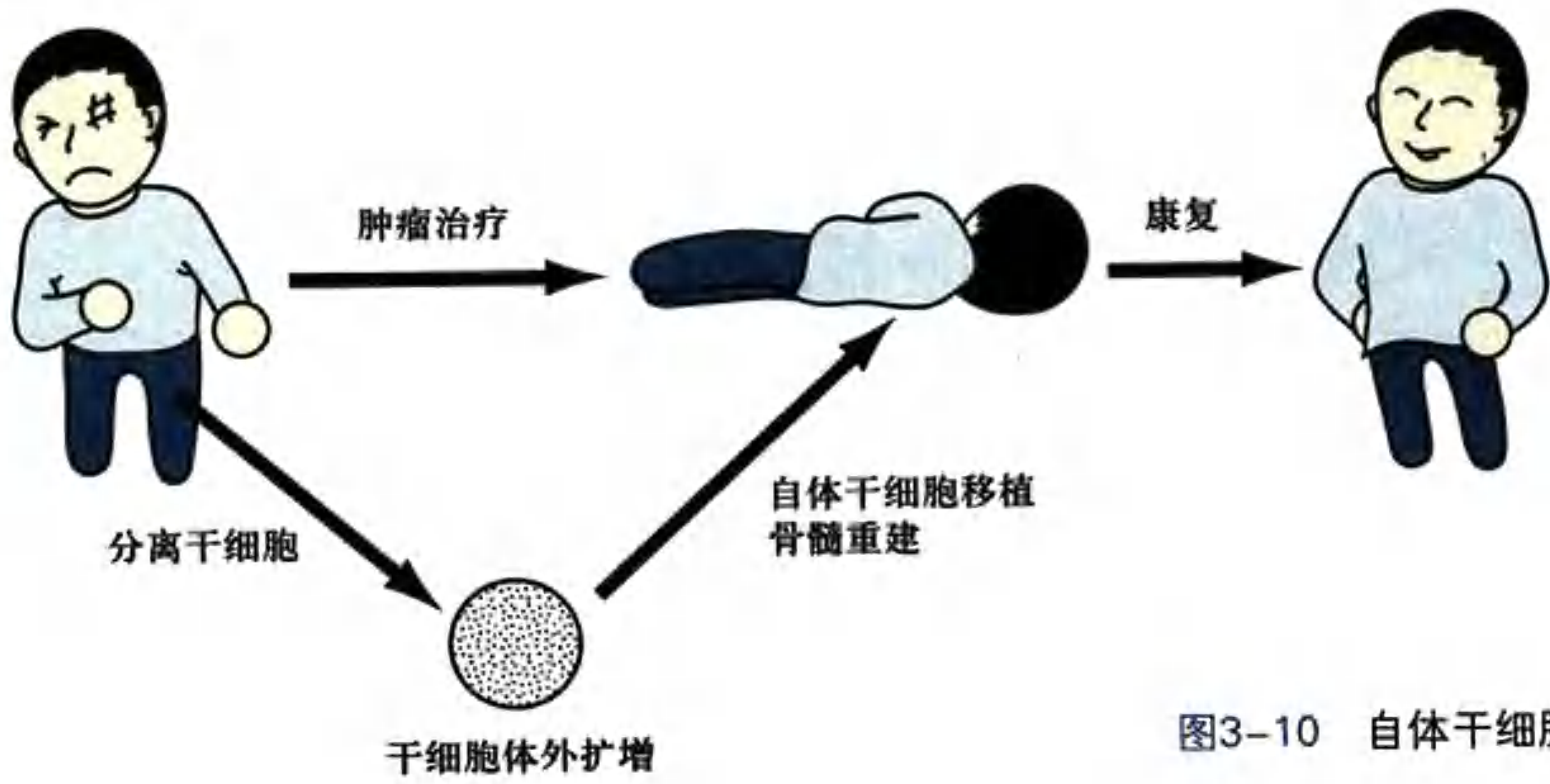


图3-10　自体干细胞移植用于治疗肿瘤

3-6　干细胞临床应用进展

干细胞的研究，无论在基础方面还是应用方面，进展很快，令人振奋。但是，在成体干细胞和胚胎干细胞两个领域，基础研究与临床应用都还相距甚远。无论是控制和调节干细胞向成熟器官发育，还是对组织的修复，使干细胞为临床治疗服务，理论和技术上都还有很多难题需要解决，例如：① 干细胞自我更新的原因是什么？② 影响分化的基因和环境信号是什么？③ 如何引导移植后干细胞向目的细胞的分化和功能维持，避免肿瘤的形成？④ 衡量新生组织进入现存器官的生物特征是什么？

总之，干细胞技术的出现为人类攻克许多难治性疾病带来了希望，人们期待它尽快真正造福人类。

第三节　细胞的衰老和死亡

一、个体衰老和细胞衰老

1. 个体衰老的特征

生物个体的衰老，意味着身体各部分功能的衰退，渐渐发展到不能执行功能（图 3-11）。人体衰老过程具有以下特征：

① 衰老受遗传控制。

② 衰老受中枢神经系统影响，忧虑和烦躁使衰老加快。

③ 衰老受环境影响，营养不良或摄入热量过多等都会明显加速衰老。

④ 适当的体力运动，可使身体衰老减慢；经常的脑力活动，可使脑功能衰退减慢。

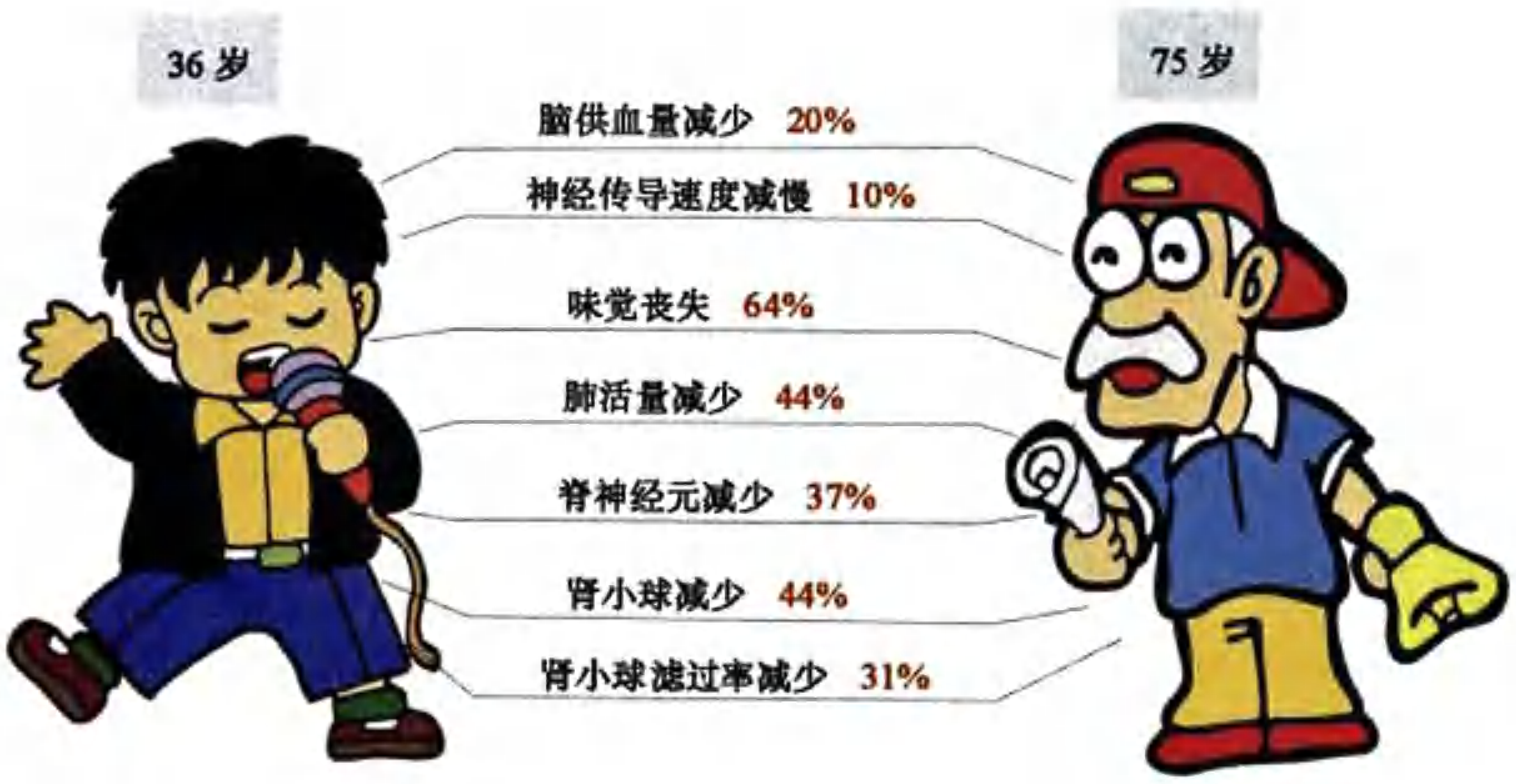


图3-11 人体衰老表现——男性36岁与75岁各种功能比较

⑤ 各个人身体衰老的进程快慢可相差很大，每个人身体各部分组织的衰老和机能的减退亦不均衡。

个体衰老的原因尚未清楚，有不少相互矛盾或相互补充的实验和假说。多数生物学家和医学家公认，细胞衰老（cell senescence）是个体衰老的基础。

2. 细胞衰老的特征

体外培养人的二倍体细胞，可以看到明显的衰老、退化和死亡的过程，一般传代至50次左右，细胞就逐渐失去生长能力，走向解体和死亡。细胞衰老表现出以下明显特征：

① 细胞核体积增大，核膜呈现内折，染色质凝集程度增加。

② 线粒体体积膨胀，数量减少。

③ 细胞膜结构从液晶变为凝胶状或固体状，膜的渗透增加，胞内其他生物膜系统也发生变化，例如，内质网排列变得很混乱，膜腔膨胀崩解。

④ 细胞骨架系统改变。例如，微丝系统改变，不利于胞内/胞间信号传导；又如，核骨架改变，可能影响染色体凝聚。

⑤ 蛋白质合成改变。衰老细胞的蛋白质合成速度通常下降，有些与衰老相关的特异蛋白质也会增加。如纤连蛋白的增加，促使衰老细胞纤维化；某些新的核骨架蛋白增多，可能与关闭正常细胞的核内代谢活动有关。

3. 细胞衰老的原因

对于细胞衰老的原因，说法很多，以下3种说法得到较多人的共识。

① 细胞核的遗传控制在细胞衰老中起决定性作用（表3-1）

表3-1 细胞融合（cell fusion）实验分析衰老进程

一方	另一方	融合细胞
去核的衰老细胞	年轻细胞	分裂能力与年轻细胞相近
衰老细胞	去核的年轻细胞	分裂能力与衰老细胞相近

② 自由基损害的积累导致细胞衰老 带有不配对电子的化学分子或基团称为自由基（free radical）（图3-12）。自由基因为含有未配对电子，具高度反应活泼性。细胞内

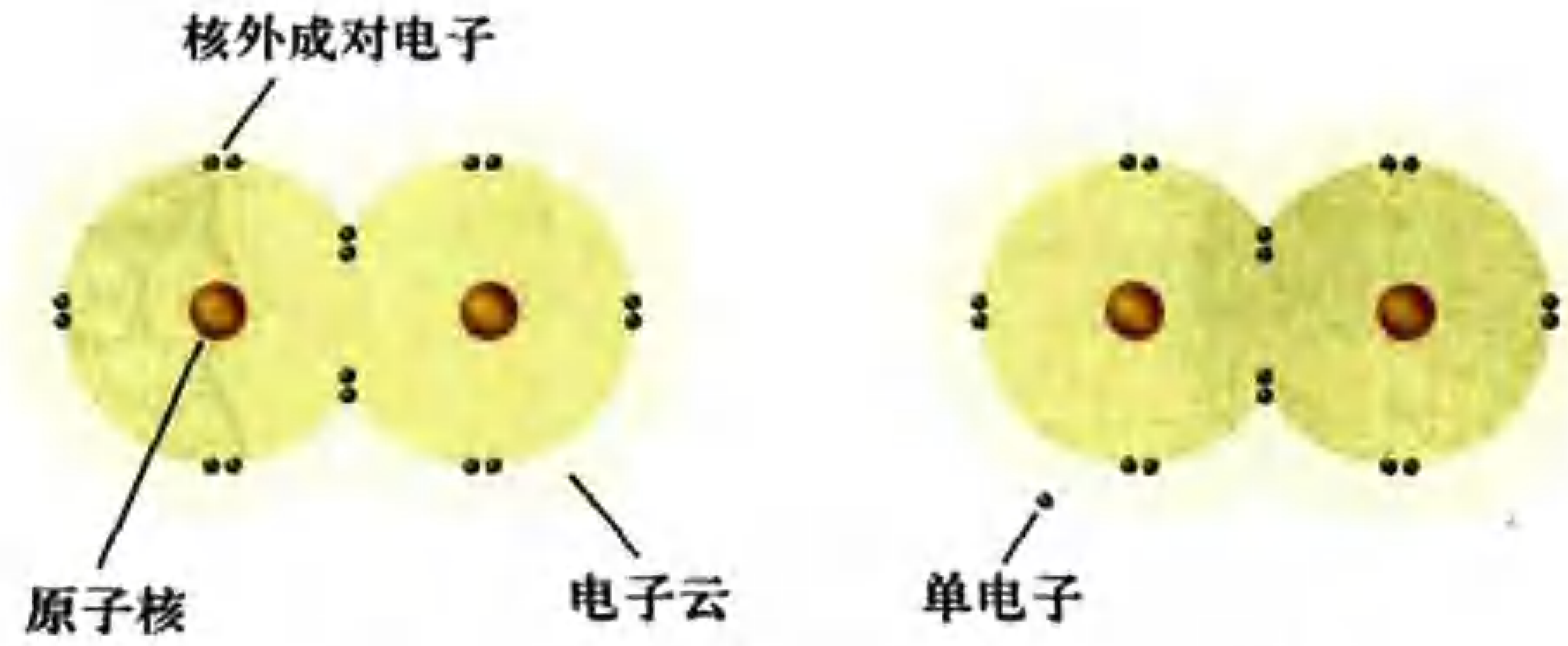


图3-12 自由基是带有不配对电子的基团

的生物氧化过程，不时产生超氧化物自由基；辐射以及有害物入侵，也使细胞产生自由基，例如，胞内水分子，可因电离辐射产生自由基：

$$H_2O \longrightarrow \cdot H + \cdot OH$$

3-7 体内自由基的产生、淬灭及其破坏作用

自由基一旦在胞内生成，即以其高度活泼性攻击和破坏胞内各种执行正常功能的生物分子，造成不良后果。自由基攻击DNA，可能引起基因突变；攻击蛋白质分子，损害蛋白质功能；攻击细胞膜上脂质分子时，使脂肪酸长链断裂，生成的较短碳氢链分子亦具自由基性质，由此引发雪崩式的反应，对生物膜的损伤尤大。

一般认为，自由基攻击引起的细胞损伤，日积月累，使细胞功能日益衰退，引致细胞衰老。

细胞中存在着淬灭自由基的机制，保护细胞免受自由基伤害。这些机制包括一系列酶催化自由基反应成为正常分子，如：

超氧化物歧化酶所催化的反应：$\cdot O_2 + \cdot O_2 + 2H^+ \longrightarrow O_2 + H_2O_2$

过氧化氢酶所催化的反应：$2H_2O_2 \longrightarrow O_2 + 2H_2O$

此外，还有过氧化物酶、谷胱甘肽过氧化物酶等等。

细胞内还有一些带有还原性质的抗氧化物分子，如维生素C、维生素E等，亦有淬灭自由基的功效。

细胞器的分隔有利于把自由基限制在狭小空间内，不至扩散危害到整个细胞；同时，上述淬灭自由基的酶和生物分子，也分布在不同的细胞区室（cell compartmentation）中。

细胞淬灭自由基的机制受遗传因子的控制，这也是细胞衰老的遗传基础的重要方面。

③ 端粒DNA序列的缩短可能是细胞衰老的重要原因　每条染色体两端都有端粒（telomere）。端粒中包括一段特殊序列DNA和被称为端粒酶的蛋白质。每次细胞分裂前须有DNA复制，端粒DNA序列是DNA复制的起点。DNA复制的特点决定了，每经过一次复制，端粒序列都会缩短一截。端粒酶的任务就是修复被截短的DNA序列。问题恰恰在于，成熟的体细胞中，端粒酶失去活性。这样，体细胞每分裂一次，端粒DNA序列截短一段，逐渐向内侧截去，会伤及里面正常基因的DNA序列。所以，随着细胞分裂次数增加，渐渐发生正常基因的损伤和缺失，使细胞活动渐趋异常。这是对细胞衰老机制的另一种解释。

二、细胞死亡

1. 两大类细胞死亡方式——细胞坏死和细胞凋亡

细胞死亡与个体死亡之间的关系，要复杂得多。个体死亡不等于细胞死亡。一方面，在个体死亡发生时，身体的大部分细胞并未同时死亡；另一方面，在个体健康地生活着的时间内，身体中不停地有很多细胞死去，又有许多细胞产生出来。

多细胞生物的体内细胞，其死亡方式可分为两大类：

① 细胞坏死（necrosis） 因微生物传染，或有毒物质侵袭，或辐射、高温等物理因素伤害，致使一部分细胞死去，称为细胞坏死。

② 细胞凋亡（apoptosis） 因整体生长发育或存活的需要，一部分细胞在规定的时间内有序地死亡，称细胞凋亡。对细胞凋亡的研究揭示出许多有趣的现象和规律。

2. 细胞凋亡是一种普遍存在的自然现象

在多细胞生物个体的生命活动中，细胞凋亡是一种常见的“正常”过程。例如：

① 人的红细胞通常工作 20 天就自然凋亡。

② 进入胸腺的 T 细胞，只有 5% 左右能够发育成熟，送往外周血中，约 95% 的 T 淋巴细胞在胸腺中凋亡。

③ 胃肠道内壁上皮细胞，经常凋亡脱落，又有新的上皮细胞更新替代。

④ 神经元发育中，最初产生较多神经元，待肌细胞发育相对稳定后，约有一半神经元相继凋亡，以利于肌肉－神经间形成正确匹配。

⑤ 蝌蚪变成为青蛙时，尾巴消失也是细胞凋亡过程。

⑥ T 淋巴细胞消除受病毒感染的细胞时，释放信号分子，诱发靶细胞凋亡……

看来，在多细胞生物个体的生命进程中，细胞凋亡体现着多方面的生理功能：① 清除多余无用的细胞。② 清除发育不正常或有害细胞。③ 清除已完成正常使命对以后生活有妨碍的细胞，控制组织器官各部分的细胞总数等等。

总之，细胞凋亡成为多细胞个体维持生长发育与健康存活必不可缺的一种机能。

3. 细胞凋亡的特征与基因控制

（1）细胞凋亡的特征

与细胞坏死相比，细胞凋亡的过程显得特别有秩序、有控制，所以，又被称为细胞编程性死亡（programmed cell death, PCD）。进入凋亡程序的细胞，逐渐变圆变小；细胞核和细胞质内物质凝集致密化；细胞膜内折，将胞内成分分割成一个个凋亡小体；凋亡小体被周围细胞吞噬掉，不致周围细胞坏死，不引起周围组织炎症（图 3-13）。

（2）细胞凋亡的基因控制

秀丽隐杆线虫（*Caenorhabditis elegans*）是研究分化发育和细胞凋亡的良好材料（图 3-14）。它的身体结构简单，成虫只有 1 090 个细胞，而且从受精卵开始分化发育的脉络亦已清楚。已查明线虫发育过程中有 131 个细胞需经凋亡程序死去。

从线虫的研究找到十几个与细胞凋亡相关的基因，统称为 *ced* 基因。其中 *ced3*、*ced4* 和 *ced9* 很重要。*ced3* 和 *ced4* 对细胞凋亡实行正调控，这两个基因的活化，可诱发或启动细胞凋亡；而 *ced9* 基因对细胞凋亡实行负调控，移入 *ced9* 基因至原注定要凋亡的细胞，可使凋亡不发生。

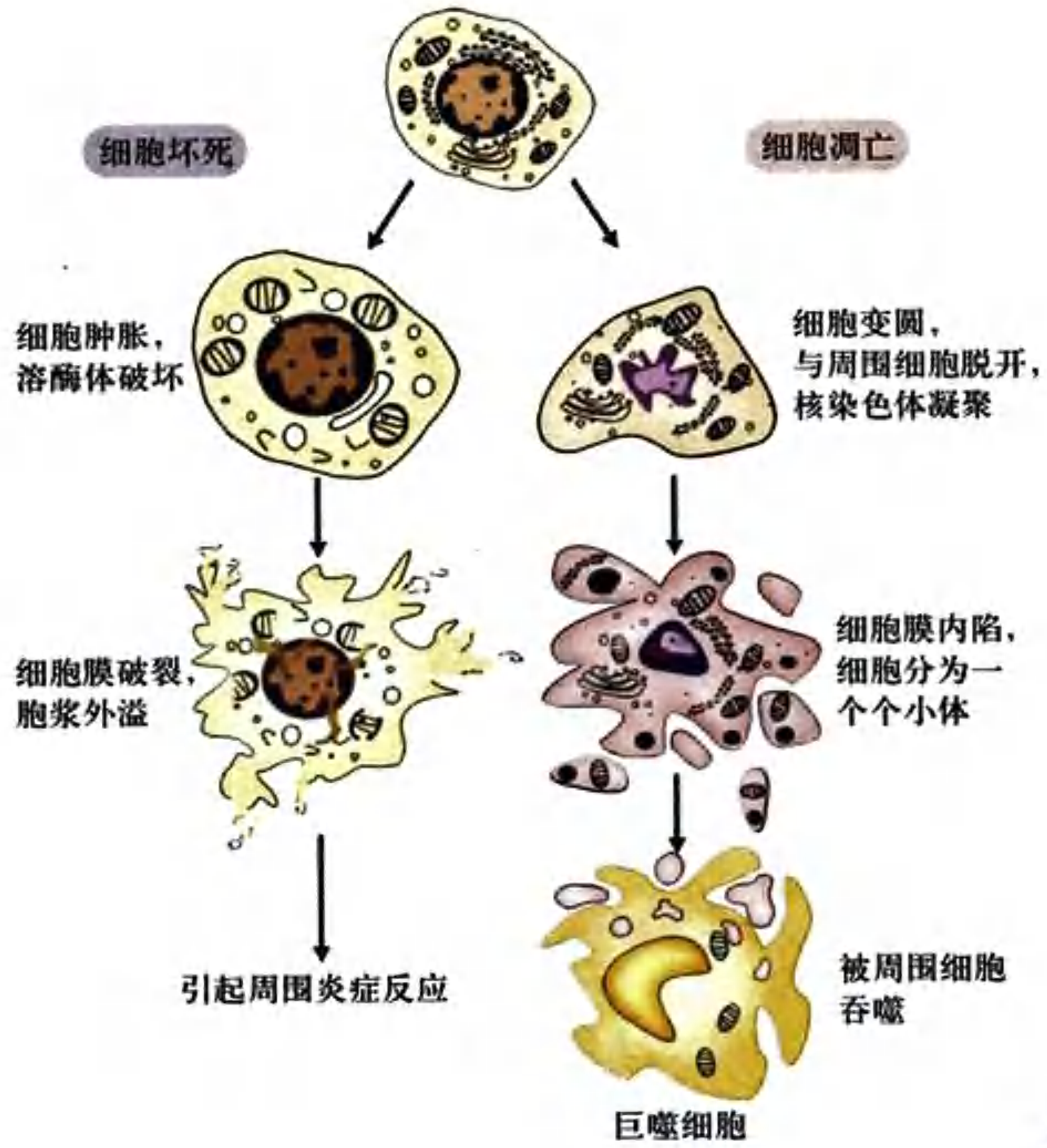


图3-13　细胞凋亡和细胞坏死比较

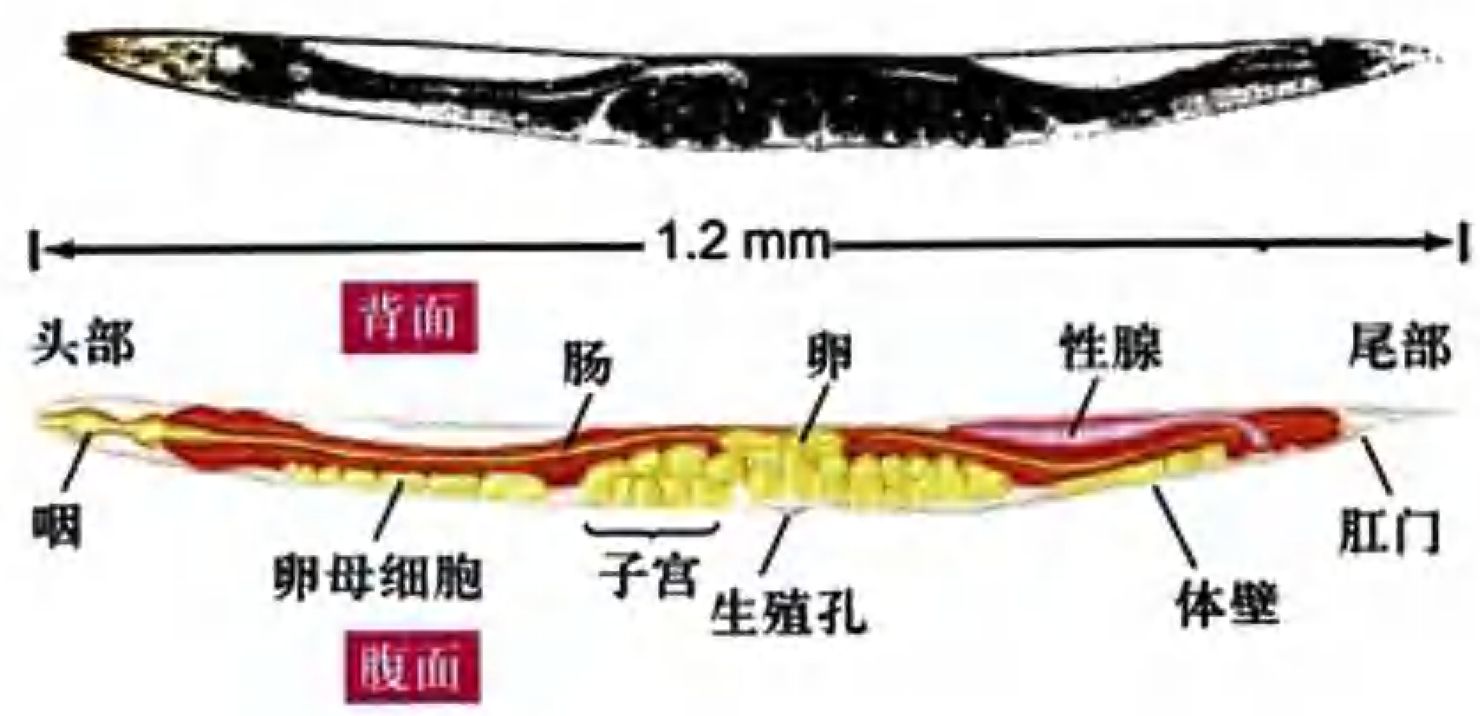


图 3-14　秀丽隐杆线虫

后来，从哺乳类中找到一些 *ced* 基因的同源基因。又从其他生物材料找到另一些在细胞凋亡调控中起重要作用的基因，例如，*bcl-2* 基因是细胞凋亡抑制基因，也被称为“长寿基因”；*p53* 基因则具有促使细胞凋亡的效应。

3-8　与细胞凋亡关系明显的疾病

细胞凋亡不仅是生命科学基础研究的重要内容，也有多方面的应用前景。从医学上，已查明多种疾病与细胞凋亡有关。

第四节　脱离正常轨道的细胞——癌细胞

癌症（cancer）已成为威胁人类健康和生命的常见病和头号杀手。在学习了细胞增殖和分化的知识后，我们可以把癌细胞看做是人体这个多细胞体系中，一部分生长、增殖与分化失去控制，脱离正常轨道的细胞。

一、癌细胞的主要特征

（1）脱分化

在成年人体内，大部分组织器官中的细胞，已失去或暂时失去分裂增殖的能力，达到分化终端，具有特定形态与生理特性，执行特定的功能。然而，细胞发生癌变时，那些处于分化终端的细胞似乎又失去分化后细胞的特征，重新获得很强的分裂增殖能力，这种情况称为脱分化或去分化（dedifferentiation）。

3-9 分化与脱分化

（2）无限增殖

正常细胞经过一定次数的分裂增殖，就走向衰老和死亡。癌细胞却能无限增殖。在体内表现为长成肿瘤，在体外培养中，则能无限地传代下去。HeLa 细胞系来自 1951 年死去的一位患宫颈癌黑人妇女，至今尚在世界各地实验室中广为传代使用。

（3）失去接触抑制

在体外培养实验中，正常细胞生长到与邻近细胞相互接触时，其运动和分裂都停顿下来，称为接触抑制（contact inhibition）现象（图 3-15）。所以，在培养瓶中，正常细胞通常贴壁生长成单层。癌细胞失去接触抑制特点，即使生长和分裂到接触邻近细胞，仍然旺盛生长，在培养瓶中，可长成细胞团块。

（4）对生长因子（growth factor）的需求降低

正常细胞在体外培养中，除需要供给各种营养成分外，还要添加 10% 胎牛血清。这 10% 胎牛血清提供多种生长因子，为细胞正常生长所不可缺少。癌细胞可以在不添加或添加少量胎牛血清的情况下生长良好，说明癌细胞对生长因子的需求很低。

（5）细胞骨架紊乱

癌细胞的细胞骨架结构异常，排列混乱；因此，癌细胞的外形与运动方式和正常

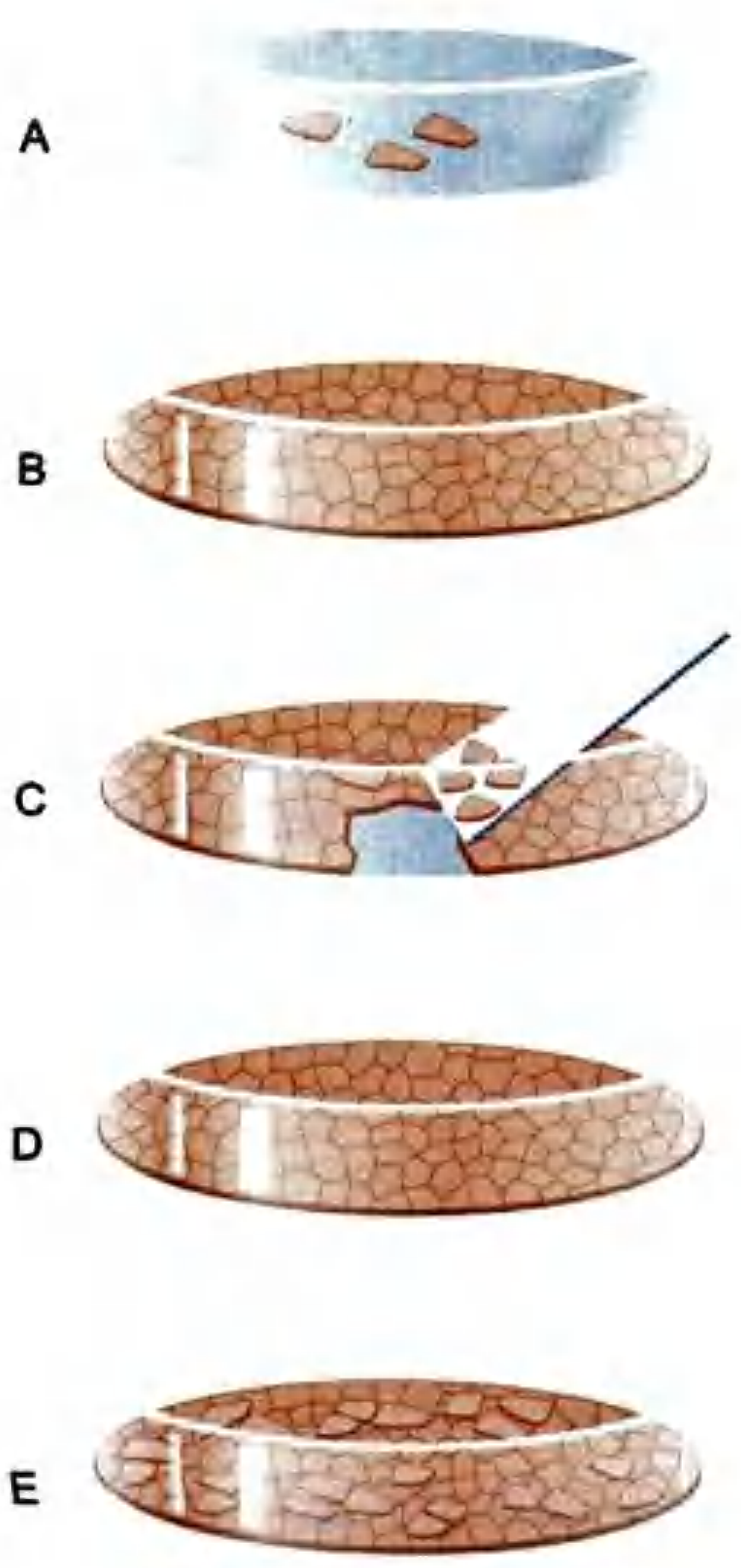


图3-15 细胞培养中的接触抑制现象 培养细胞接入培养皿（A），渐渐长至相互接触，便停止生长（B），若铲去一小块，周围细胞向空处生长（C），长满后停止生长（D），但是，癌细胞失去接触抑制特性，可以重叠生长（E）。

细胞大不相同。

（6）细胞表面和黏附性质变化

癌细胞的细胞表面发生很大变化，包括：

① 失去主要组织相容性抗原（MHA），出现一些新的表面抗原。

② 脂双层结构改变，细胞膜中蛋白质运动增强，并且糖蛋白的糖链结构变化，使得癌细胞更易被凝集素凝集。

③ 癌细胞和胞外基质之间的连接改变，导致细胞之间的黏着性减弱，使癌细胞容易迁移扩散。在体外培养中，贴壁能力减弱。

二、使正常细胞癌变的因子——致癌因子

引起细胞癌变的因素称为致癌因子（致癌剂，carcinogen）。致癌因子通常归纳为3种类型。

1. 物理致癌因子

这主要是指辐射致癌，包括紫外线、电离辐射等。居里夫人（M. Curie，1867—1934）在研究工作中长期被辐射损伤，导致白血病（图3-16）。用于制冷机的氟氯碳化物大量向空气中排放，使大气平流层中臭氧层变薄，使照射到地面的紫外线强度增加，从而导致全球皮肤癌发病率上升。



图3-16 居里夫人像

2. 化学致癌因子

迄今已知的致癌化合物已有数千种之多。无机物有石棉、砷化物、铬化物、镉化物等等，有机物有联苯胺、烯环烃、亚硝胺、黄曲霉素等等。吸烟是人体摄入化学致癌物的主要途径之一，从香烟的烟雾中已分析出2 000多种化学分子，其中20多种为化学致癌物。肺癌的87%与吸烟有关。另外，吸烟还使人的其他器官处于易感状态，使得患支气管炎、食管癌、口腔癌等疾病的概率上升。

3. 病毒致癌因子

从致癌病毒中发现病毒致癌因子，尤其是癌基因的发现，不但使人们对癌症的认识向前推进一大步，而且也触及细胞生命活动调控的许多基本理论问题。

· 热点浅说 ·

艾姆斯（Ames）法检测化学致癌物
——从基础研究到实际应用

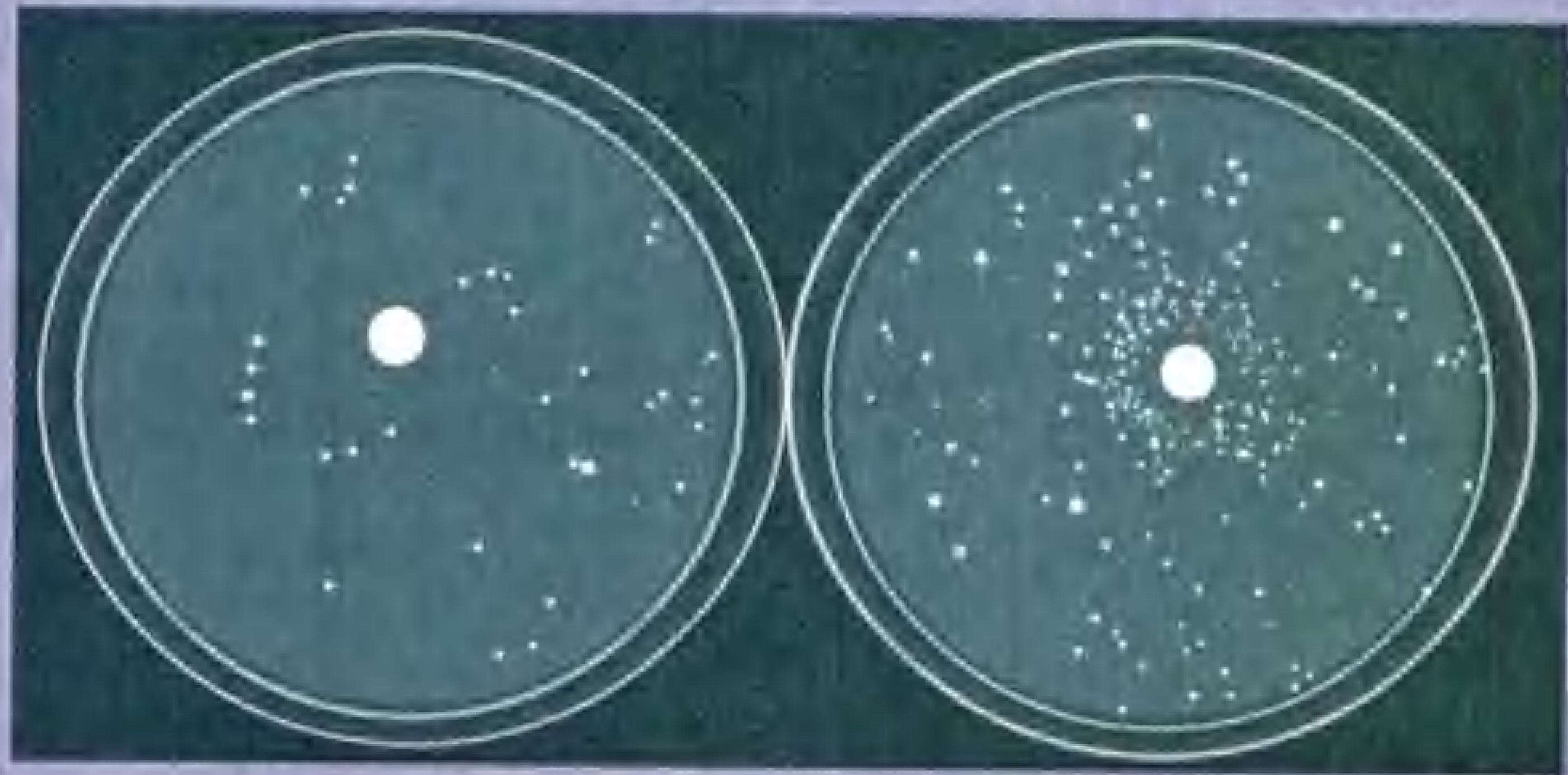
化学致癌物引致细胞癌变，构成对公共卫生的巨大威胁。人们日常生活中接触的饮水、食品、用具、废水、废气等等，是否含有化学致癌物，需要加以检测。从化学家的实验室里，每年还会产生成千上万

种新的化学分子，准备加以开发应用。这些新的化合物是否会致癌，更需要加以评估。

检测化学致癌物的传统方法是小鼠饲喂实验。这样的实验很费时间，费用又很昂贵。用于科学研究是可以的，若想用作日常检测方法，很难胜任浩繁的检测任务。美国加州大学 Berkeley 分校的艾姆斯（B. Ames）教授于 20 世纪 70 年代发展出一种使用细菌回复突变的检测方法，使这个难题得以很好地解决，这就是全世界通用的检测化学致癌物的艾姆斯法（Ames test）。

艾姆斯法源自两项基础研究的成果。一项是查明化学致癌物引致哺乳类（包括人类）细胞癌变的根本原因是导致基因突变——DNA 分子突变。另一项是证明，化学致癌物同样可以使得细菌的 DNA 分子发生突变，从而导致细菌菌株性质产生突变。

艾姆斯法使用专门设计准备的沙门氏菌（*Salmonella* sp.）组氨酸营养缺陷型（his^-）。这种细菌因为合成组氨酸途径中的一个酶发生缺陷，自身不能合成组氨酸。把 his^- 细菌接种到含有其他营养成分，但不含有组氨酸的琼脂培养基上，不能生长，图 1A 中的培养皿中，就是用上述培养基做的琼脂板，中央放一片浸有蒸馏水的滤纸片，作为与图 1B 的对照，琼脂板表面接种了 10^9 个沙门氏菌，基本上都不能生长，极少几个菌落代表那些个体自发地发生回复突变，变成自身合成组氨酸（his^+），所以才长成菌落。可以看出，长出的菌落总数不足 100，也就是说，发生回复突变的概率不到 10^{-7}。图 1B 中的培养皿中，也是同样的琼脂板上接种同样数量（10^9）的 his^- 沙门氏菌，在琼脂板中央放上一片浸有致癌化合物的滤纸。经 37℃两天培养后，长出大量菌落。这是因为在化学致癌物作用下，沙门氏菌大量地发生突变，其中回复突变占一定的百分比，我们看到的就是回复突变后菌体自身能合成组氨酸，因此能在不含组氨酸的培养基上生长的个体所长成的菌落。



A　　B

图1　Ames检测

基础研究还告诉我们，许多致癌物，如黄曲霉毒素，自身并不能使 DNA 分子发生突变，但是在人体内，经过肝或其他组织中某种酶的催化，化学结构上发生细微改变后，转变成强致癌物，而细菌细胞中没有这些酶。据此，艾姆斯法中一个关键步骤是向检测系统中加入鼠肝匀浆，以补充上述的使潜在致癌物转变为强致癌物的酶。这个环节，使艾姆斯法检测化学致癌物的阳性检出率大为提高。

艾姆斯研究室把沙门氏菌方法和传统的动物试验加以比较，证明了该方法的可靠性。现在艾姆斯法已被世界各地广泛运用于化学致癌物的检测，为人类抗击癌症做出了巨大贡献。

三、致癌病毒、癌基因和抑癌基因

1. 致癌病毒

早在 1911 年便发现一种病毒，能使鸟类结缔组织长出肿瘤，以发现者的名字命名为劳氏肉瘤病毒（Rous sarcoma virus, RSV）。后来到 20 世纪五六十年代，陆续发现更多可使各种动物包括哺乳类得病的肿瘤病毒。

2. 癌基因

在致癌病毒中找到与致癌直接相关的基因，称癌基因（oncogene），RSV 中的癌基因定名为 *src* 基因。起初认为，病毒把癌基因带入宿主细胞，于是细胞发生癌变。令人惊讶的是，用分子杂交技术，居然从未感染病毒的细胞中，也找到与病毒癌基因有同源性的核苷酸序列，称之为细胞癌基因（cellular oncogene，*c-onc*），于是，相应的来自病毒的癌基因称为病毒癌基因（*v-onc*）。例如，*src* 基因，有 *c-src* 和 *v-src* 之分。

3. 原癌基因的编码蛋白

3-10 原癌基因及其编码的蛋白质

实际上，细胞内癌基因的编码蛋白，有许多并非到细胞癌变时才出现，而是在细胞日常生活中就在执行一定功能，为细胞正常生长发育所不可缺少。这些基因被称为原癌基因（protooncogene）。原癌基因可能因为突变、扩增、重排等原因，造成过度表达，或者表达出来的蛋白质产物的活性失控，而导致细胞发生转化，向癌变方向发展（图 3-17）。

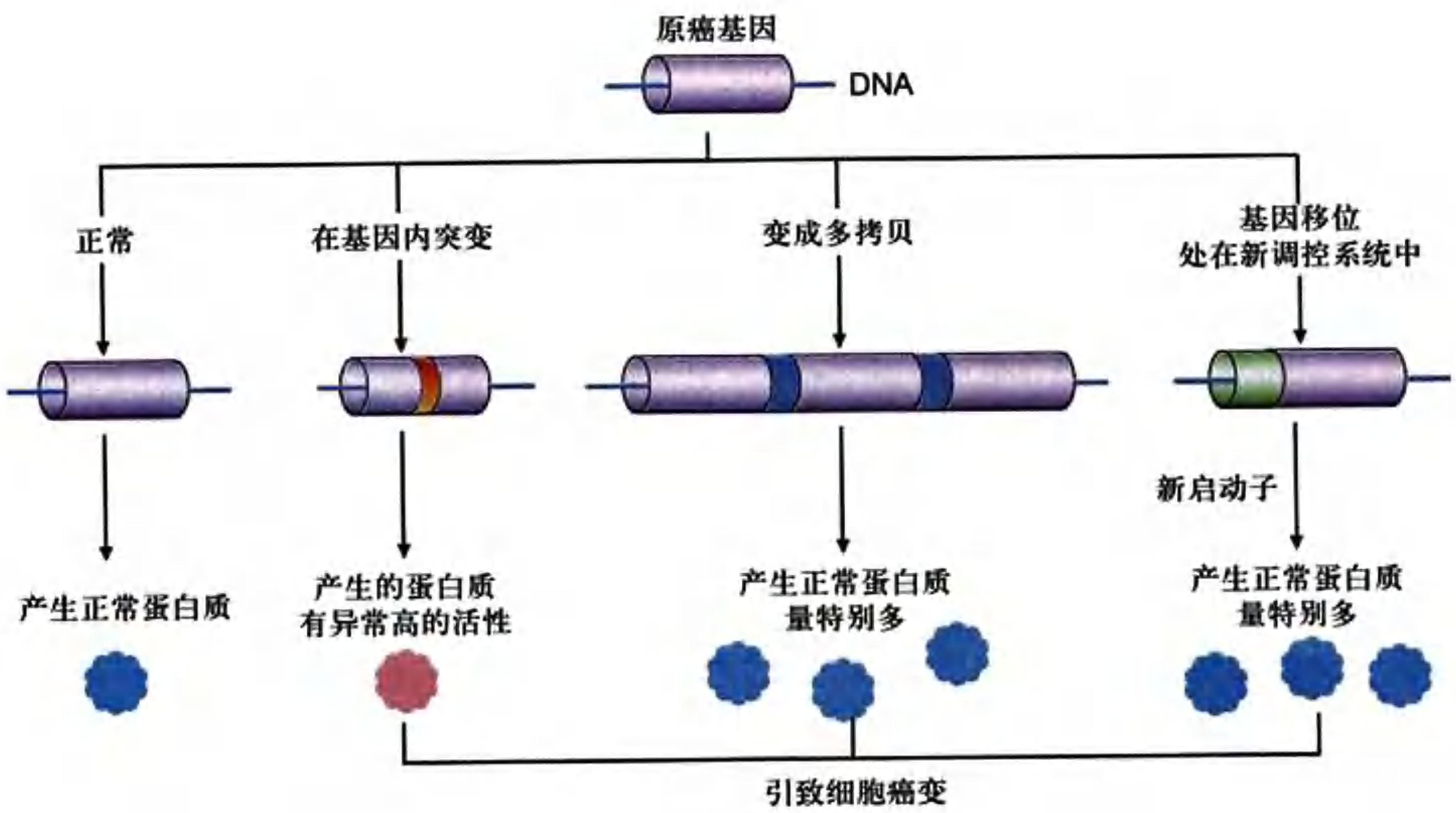


图3-17 原癌基因何以变为癌基因

4. 抑癌基因

抑癌基因（即肿瘤抑制基因，tumor suppressor gene）发现的时间不久，发现的数量还不多。例如，编码视网膜母细胞瘤蛋白（Rb）的基因是第一例被证实的抑癌基因。Rb 和转录因子 E2F 结合，参与对细胞周期的调节。*Rb* 基因失活导致视网膜母细胞癌变。人们期望，抑癌基因的研究成为一个更具有发展潜力的领域。

四、战胜癌症的艰巨任务

癌细胞不但生长旺盛，增殖能力强，并且有对付自身免疫系统的本领，还能极快地发展起抗药性。所以，癌症的治疗十分困难。回顾人类与癌症斗争的历程，进展是明显的；这使我们有理由相信，战胜癌症是有可能的。

1. 已有的治疗手段，在近 10 来年中取得长足进展

- 手术是一项主要的治疗手段，由于医疗器械的改进，手术的精度和效果大为提高。
- 放射治疗和化学治疗两个方面的进展，一方面使得放射源能够更精确地杀伤癌细胞，尽少地损伤周围健康组织，另一方面使药物更直接地送达癌细胞周围，减少全身的副反应。
- 以提高自身机体状况增强免疫机能，帮助身体从化疗、放疗中恢复为目标的药品和保健品的开发，也起到一定的辅助作用。

2. 生命科学基础研究的突破，有可能为治疗癌症提供更新思路

- 人们注意到，肿瘤的旺盛生长伴随着肿瘤内部血管的形成。若能抑制肿瘤内部血管形成，癌细胞将因得不到充分营养而趋于灭亡。以血管形成为标靶的药物研究可能成为治疗癌症的新途径。
- 正常的体细胞，其染色体端粒中的端粒酶失去活性。癌细胞的染色体中，端粒酶却是有活性的。以癌细胞的端粒酶为靶的，也可能是战胜癌症的新途径。
- 一项持续的努力就是从自然资源中不断寻找杀灭癌细胞，提高自身免疫能力的有效成分。近来，人们更寄希望于海洋生物资源和人迹罕至的高山地带的生物资源。

思考题

1. 分析细胞周期、DNA 合成和染色体出现之间的关系。
2. 列表说明有丝分裂各个时期的特征性事件。
3. 简述减数分裂的几个特征。
4. 什么是细胞分化？什么是分化决定因子？
5. 比较两类干细胞的特征和异同。
6. 说说你对个体衰老的理解。
7. 简述细胞衰老的特征。
8. 列表比较细胞坏死和细胞凋亡。
9. 与正常细胞相比，癌细胞有哪些特点？
10. 细胞癌变有哪些可能的原因？应如何减少或防止细胞癌变？
11. 分析你所知道的治疗癌症的方法。

推荐阅读材料

翟中和，王喜忠，丁明孝．细胞生物学 [M]. 2 版．北京：高等教育出版社，2007.

Alberts B, et al. Molecular Biology of the Cell[M]. New York: Garland Science, Tayor & Francis Group, 2002.

第四章 信息传递——生命的自我调控

信息对于生命具有极为重要的意义。感受环境信息并作出响应，是生物体自我调控并适应环境的必要前提。生物感受并传递环境信息，是以细胞为单位的。环境信息被细胞感受并转化为细胞信号在细胞间和细胞内传递，这一过程被称为细胞通讯或细胞的信息传递。生物在漫长的演化中，出现了能集中处理信息的特化的组织系统——神经系统、内分泌系统和免疫系统，它们极大地增强了生物适应复杂环境的能力。

第一节 细胞的信息传递

在多细胞生物中，细胞联合并表现出整体性，其中，细胞的信息传递，即细胞通讯（cell communication），起着重要作用。细胞通讯的关键是，信号分子与靶细胞信号分子受体相识别，启动细胞一系列反应。

4-1 细胞通讯的3种方式

一、细胞信号分子

信号分子是指细胞产生的能影响其他细胞或自身的化学物质，如激素、神经递质和细胞因子等。细胞信号的分子种类甚多，包括蛋白质、肽、氨基酸、脂肪酸、核苷酸、甾类、萜类以及一些可溶性气体，如一氧化氮（NO）、二氧化碳（CO_2）和乙烯等等。细胞信号分子多半在很低的浓度（$\leq 10^{-8}$mol/L）下即能引起细胞强烈响应。细胞信号分子的半寿期通常很短，这意味着信号分子的浓度能被迅速调节，以保证信息传递的时限性。大多数情况下，外来信号撤销，细胞响应也随即消失，但有时瞬间信号能引起持续响应，并通过细胞记忆机制被延续。

4-2 接受并响应信息是细胞生存的必要条件

二、细胞接受信号的两种方式

细胞能选择性响应细胞信号，这主要是由于细胞表面或细胞内存在着信号分子受体。受体（receptor）是一类特殊的蛋白质。按信号分子是否能进入靶细胞，可将细胞信息传递分为跨膜信号转导和胞内受体信号传递。

1. 跨膜信号转导

4-3 跨膜信号转导的3类途径

这类信号分子一般是水溶性的，不能穿越细胞膜进入细胞，只能通过位于细胞膜上的受体及与受体相连的胞内信号传递途径传递信息。跨膜信号转导有 3 种类型，相应地，受体也分为 3 种类型，即离子通道偶联受体、G 蛋白偶联受体和酶联受体（图 4-1）。

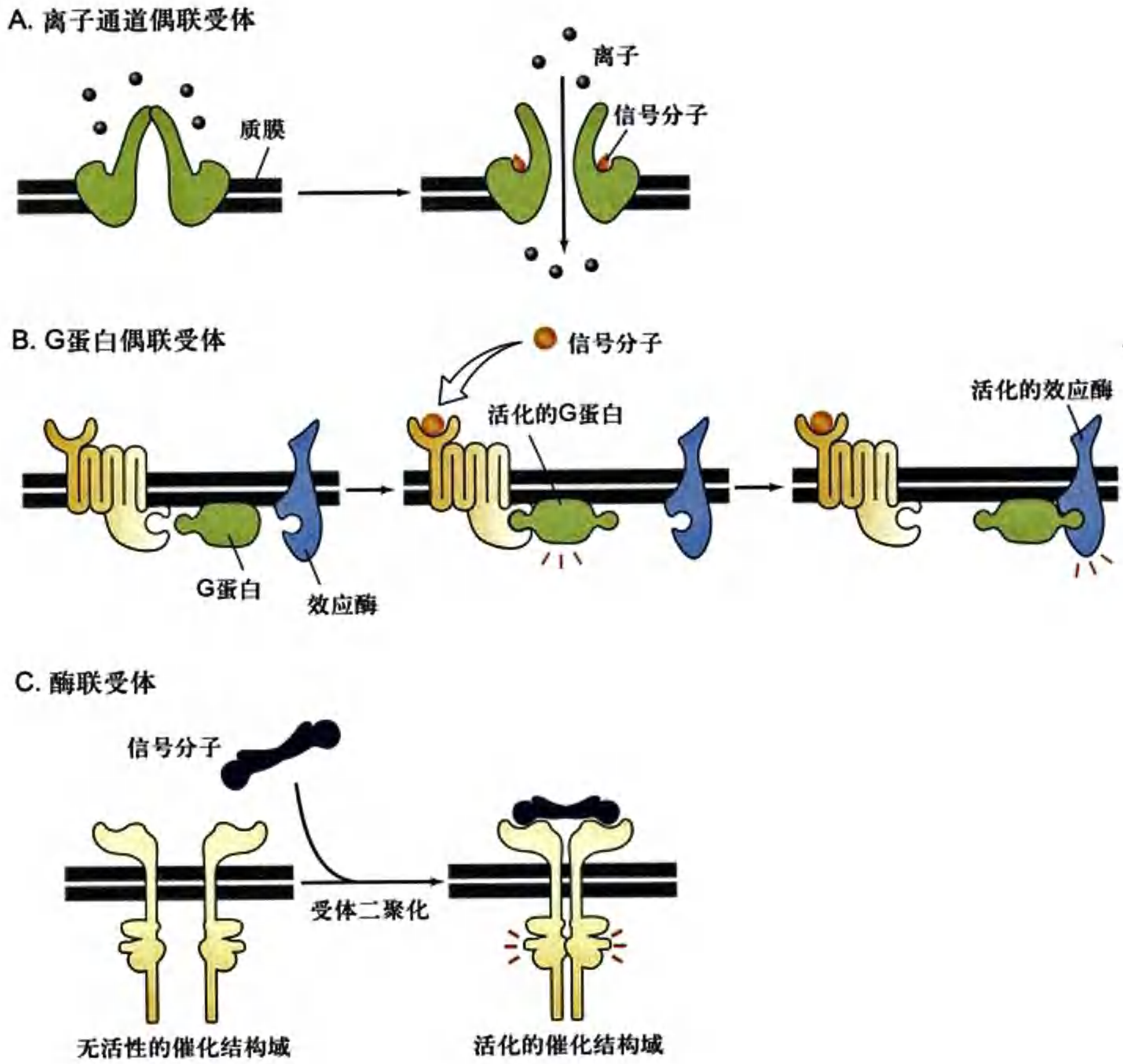


图4-1 细胞表面受体类型

2. 胞内受体信号传递

脂溶性的信号分子，如可的松、性激素和甲状腺素等，可以通过细胞膜直接进入细胞内甚至进入细胞核，或者借助细胞膜受体的介导而进入细胞内，与胞内受体结合，引起转录因子活化，导致基因表达和蛋白质合成的改变（图 4-2）。这条途径的细胞响应通常较慢。

4-4 细胞通讯研究的飞速进展

4-5 热点浅说：细胞信息整合的计算机神经网络研究

胞外信号的数量、受体和配基的种类，以及胞内信号途径的类型，都十分庞杂。因此，细胞如何区别、加工和整合所接受的各种胞外信息是一个很复杂的问题，人们正在尝试用计算机神经网络学方法或某些其他方法研究细胞通讯的调节问题。

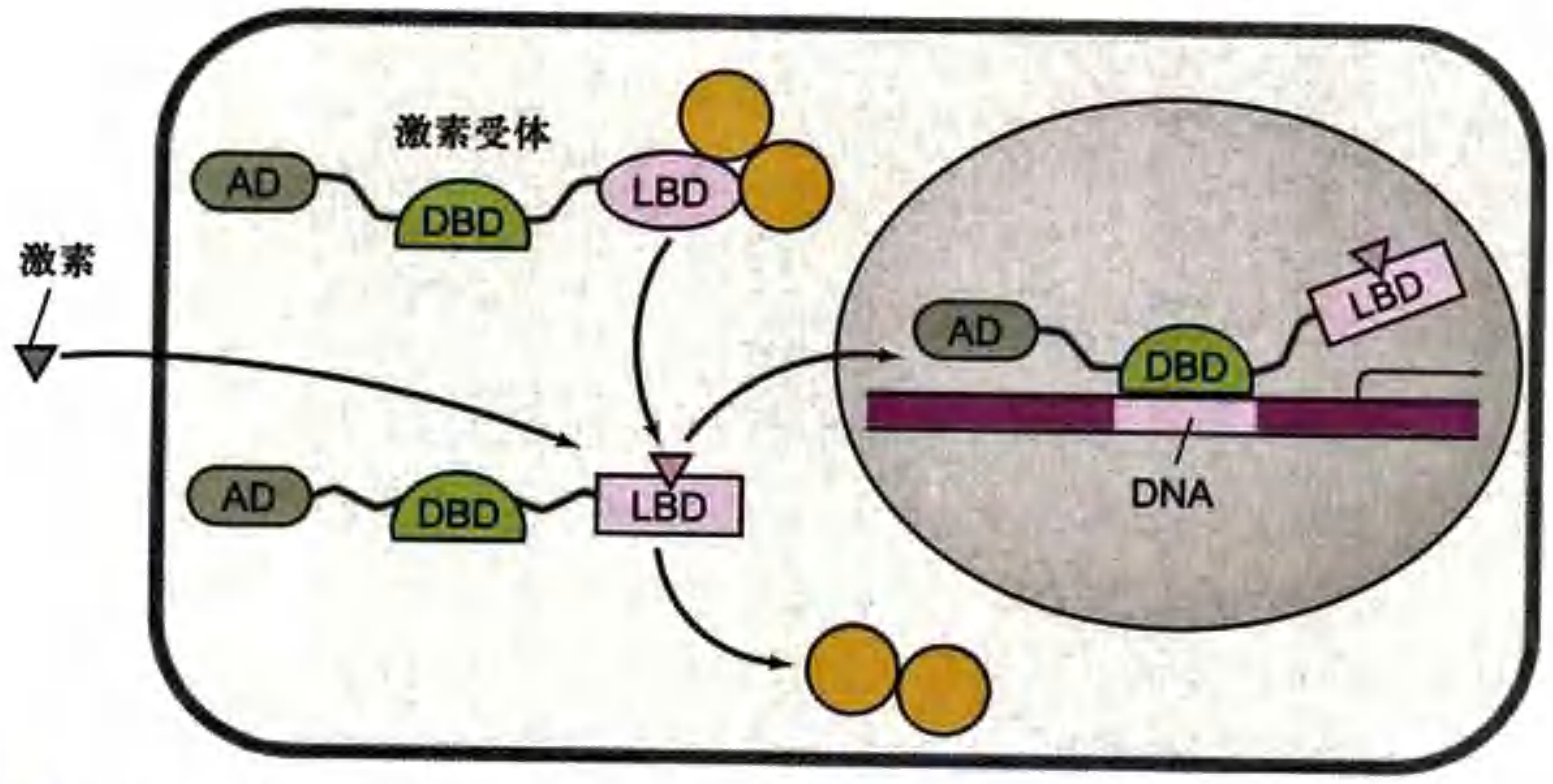


图4-2 胞内受体信号传递 图中的胞内受体含有3个区域：AD是执行转录因子功能的区域，DBD是结合DNA的区域，LBD是结合激素的区域。LBD在未结合激素时，受体蛋白被抑制蛋白（HSP）保护。结合激素后，抑制蛋白除去，受体激活，进入细胞核，与DNA特定区域结合，执行转录因子的功能。

第二节 神经系统的信息传递

一、神经传导的工作流程

高等动物体内识别并接受刺激的组织或器官称为感受器（sensor），负责做出响应的组织或器官称为效应器（effector）。在感受器和效应器之间传递、整合和加工信息，并发出指令的是神经系统。机体从接受刺激到发生反应的全过程，称为反射(reflection)。完成某个反射的全部神经传导途径，称为反射弧（reflection arc）。脊椎动物的最简单的反射，如膝跳反射，从感受器到效应器至少要经过2个神经元：感觉神经元和运动神经元。复杂的反射弧还包括若干中间神经元。

4-6 膝跳反射

1. 感受器

感受器可分为两大类。凡是感受触、压、地心引力、张力、运动、位置、光、声和热的刺激的感受器都属于物理感受器。例如，昆虫的触毛、人的皮肤是触压感受器（图4-3）。感受化学物质及其变化的感受器则是化学感受器，如人舌上的味蕾和鼻黏膜上的嗅觉细胞。

4-7 感受器的高度敏感性

感觉器官感受刺激的过程是一个换能的过程。各种感受器接受的能，无论是哪种形式的，都要通过某种转换机制使与之相连的感觉神经元的树突或胞体部分产生感受器电位，进而引发动作电位，传入中枢神经系统，在脑的相关部位得到解释，机体就有了感觉。

4-8 人和动物的视觉

2. 效应器

执行反应的细胞、组织和器官称为效应器，不同的细胞、组织和器官给出的反应不同，例如，肌肉的反应是收缩，内分泌腺细胞的反应就是分泌激素。

4-9 脊椎动物的肌肉有3种类型

3. 神经系统

神经系统专门负责迅速传递和加工内外环境信息。从本质上看，所有神经系统都是由神经通路即神经元（神经细胞）及其之间的连接（突触）组成。

· 热点浅说 ·

人和动物是如何辨别气味的

2004年的诺贝尔生理和医学奖颁发给了美国科学家理查德·阿克斯尔（Richard Axel）和琳达·布克（Linda B. Buck）。他们1991年发表在Cell上的科学论文[Buck, L. & Axel, R.（1991）Cell, vol. 65, 175–187]揭示了一个惊人的发现：存在一个庞大的编码嗅质受体分子的基因家族。在人类，这个基因家族包括1 000多个不同的基因，占人类全部基因的3%左右。这些基因的产物组装出了大量的不同类型的嗅质受体，使我们能辨别上万种不同的气味。根据他们的发现，人和动物辨别气味的机制大约是这样的：在我们的鼻上皮顶部一个很小区域有大量的嗅觉感受器细胞，它们负责检测吸入的气体。每个嗅觉感受器细胞表面只有一类嗅质受体，每个嗅质受体只检测有限的几种气味物质。气味分子激活受体，导致受体偶联的G蛋白活化，进而产生第二信使cAMP。cAMP激活细胞膜上的离子通道，离子通道打开，使嗅觉细胞产生感受器动作电位。载有相同受体的嗅觉细胞发出很细的神经纤维，直达并激活嗅球的特定微区（glomerulus, 嗅小球），嗅球的该微区再将信息发给大脑的某个部分，在那里综合，形成一个嗅觉模式（图1）。这样人们就能根据以往的经验辨别气味了。

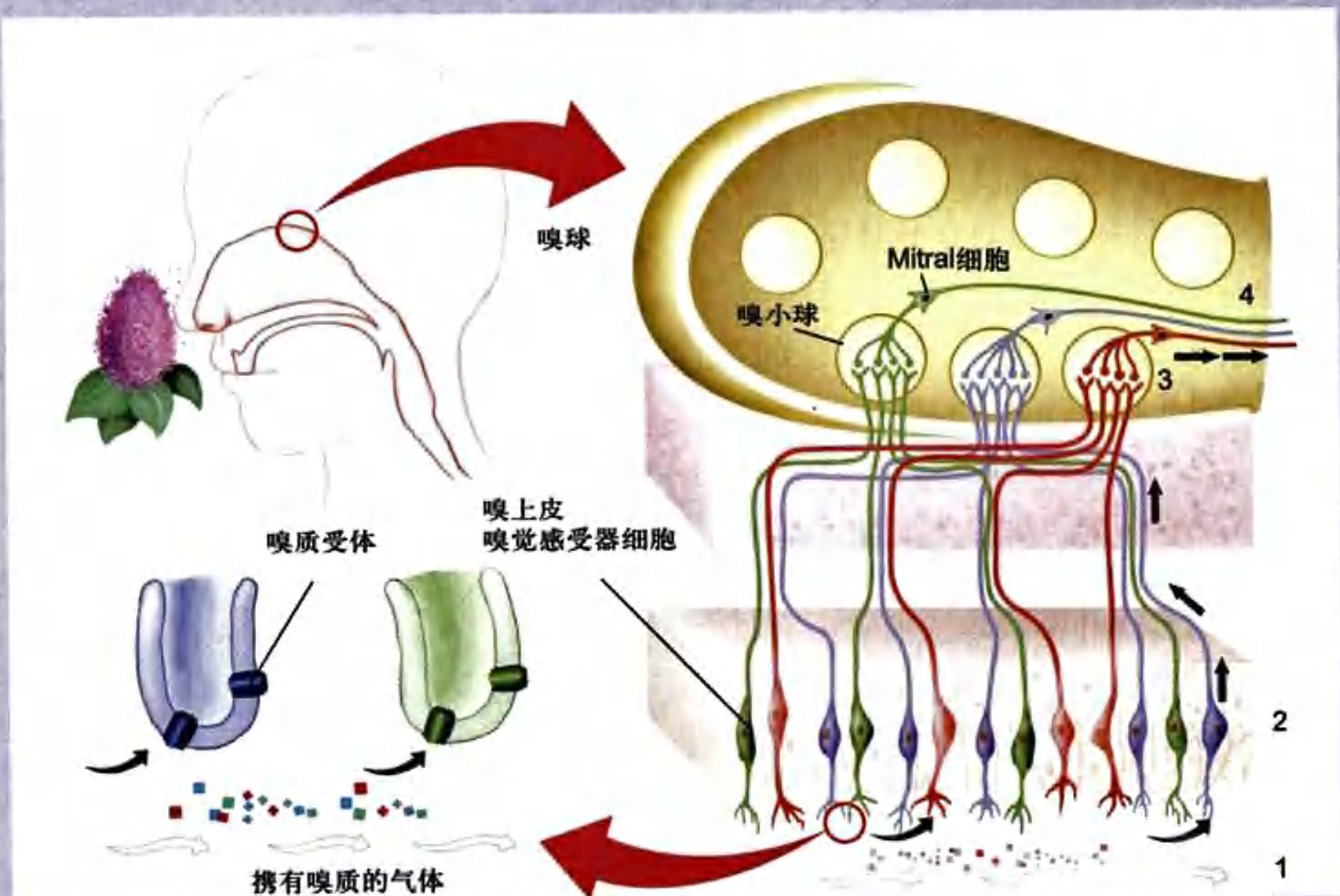


图1　嗅质受体和嗅觉系统的组织　1.气味分子（嗅质）结合到受体上。2.嗅觉感受器细胞激活，发出电信号。3.信号在嗅球的微区（嗅小球）间传递。4.信号传递到脑的更高位置。

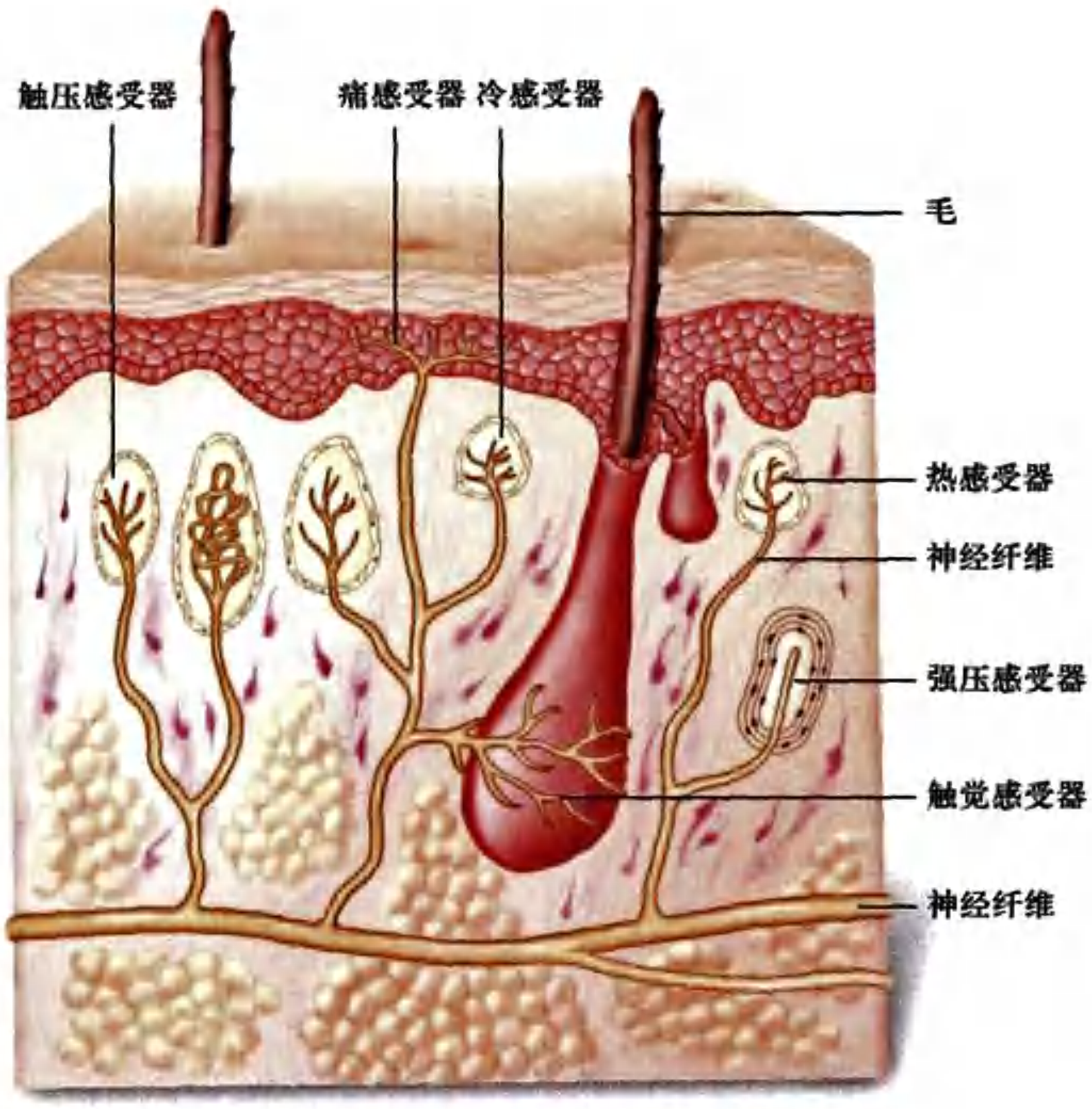


图4-3 皮肤感受器

二、神经系统的组织结构

1. 神经系统的基本单位——神经元

神经元（neuron）由细胞体（胞体）、树突和轴突组成（图 4-4）。胞体中含有细胞核和一种含核糖体的可以被碱性物质染色的颗粒——尼氏体。树突短而多分支；树突和胞体表面丰富的小棘状突起是神经元与其他神经元的轴突形成突触的部位。轴突比树突长，不含尼氏体，表面无棘状突起，大多数神经元只有一个轴突，轴突的末端有许多小分支，小分支末端膨大，是和其他神经元或效应器连接形成突触之处。许多轴突包有髓鞘。髓鞘的主要成分是磷脂，在电信号沿轴突传导时起绝缘作用。神经膜包在轴突外面，起保护作用。

突触：神经元之间的接合点称为突触（synapsis），由前一神经元的轴突末端与后一神经元的接受表面共同形成，是神经元之间或神经元和效应细胞之间传递信息的特殊结构。

突触有两类：电突触和化学突触。电突触是缝隙连接，其突触间隙很窄，一般小于 2 nm，神经冲动的电信号可以直接通过。电突触的传导没有方向之分，形成电突触的任一方发生兴奋，都可将冲动传递给另

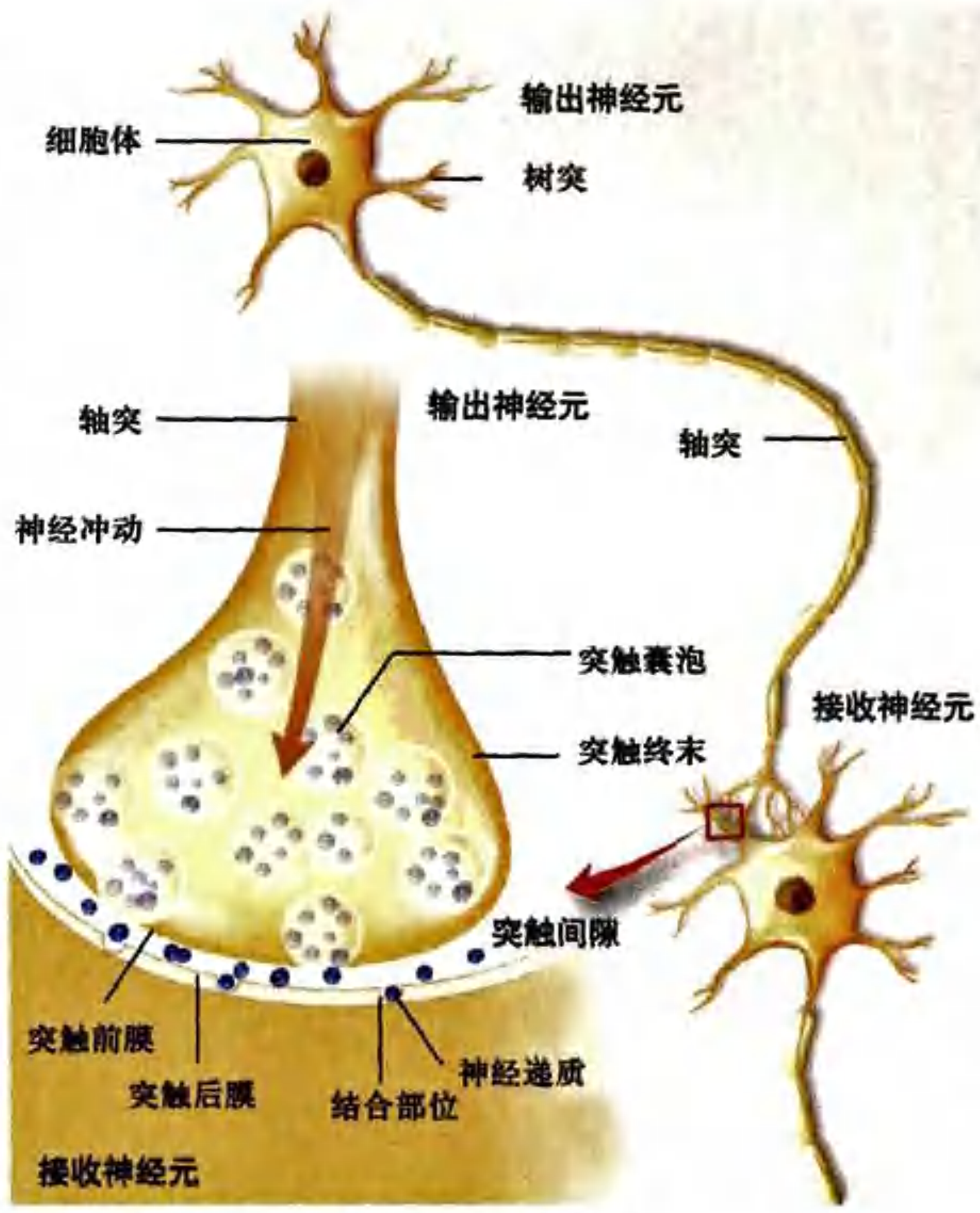


图4-4 突触的结构

一方。电突触是低等动物神经系统，如网状神经和链状神经的主要突触形式。脊椎动物神经系统的突触主要是化学突触（图 4-4）。化学突触的突触间隙比较宽，中枢神经系统中，突触间隙一般为 10 ～ 30 nm，神经 - 肌肉接点处间隙可达 50 ～ 60 nm。

突触分为 3 部分，即突触前、突触间隙和突触后。突触前的接合表面称为突触前膜，是神经终末膨大部分，该处细胞膜增厚。突触前胞质中含有大量的突触囊泡，它们贮存着待释放的神经递质，密集于靠近突触前膜的位置。突触后的接合表面称为突触后膜，突触后膜上有多种特殊蛋白质结构，如受体、离子通道等。

一个典型的神经元可形成 1 000 ～ 10 000 个突触，神经元之间以多线连接形成了错综复杂的网络，这就使神经系统能够对多种来源的神经信息进行各种组合。

神经组织中还有数目庞大的胶质细胞。胶质细胞的功能是多种多样的，近期，胶质细胞的免疫功能格外引人注意。例如，星型细胞释放谷氨酸、干扰素，小胶质细胞释放神经毒素（奎宁酸、反应性氧、反应性氮），以及白细胞介素（IL-1β，IL-3，IL-6，IL-10）、肿瘤坏死因子 α（TNF-α）、转移生长因子 β（TGF-β）等免疫介质。

2. 中枢神经系统——信息加工和整合的中心

脊椎动物的神经系统高度集中，90% 以上的神经元胞体都分布在中枢神经系统——脑和脊髓中。因此，神经系统对信息的加工整合，主要发生在脑和脊髓中。

脊髓（spinal cord）是一条长管，其中央部分在脊髓横切面上呈蝴蝶形，称为灰质（grey matter），细胞体和突触都位于灰质。灰质以外是白质（white matter），由成束的神经纤维构成。白色是由于有髓鞘的缘故。脊髓的功能是：① 传导，将周围神经（脊神经）传来的冲动传递给脑，将脑的指令传达给身体各部。② 反射中心。

4-10 脑室、血-脑屏障和脊髓管

所有动物的脑，以人脑最为复杂。人脑有 1 000 亿以上神经元，10 000 亿以上的神经胶质细胞。与心脏、肌肉等不同，人脑不同部位的神经元在形状、结构和功能上是彼此不同的，由神经元构成的神经通路是不均一的，突触的数目和功能都是可变动的，因而神经网络是动态的，这正是人脑功能的基础。

早期胚脑分为前脑、中脑和后脑。随着胚胎发育，前脑的端部部分发育成大脑，后一部分发育成丘脑、下丘脑和松果体。后脑发育成脑桥、小脑和延脑（延髓），中脑、脑桥和延脑合称脑干。脑干控制人体的许多本能生命活动，例如呼吸和心跳等。图 4-5 简要列出了脑的各个部分的位置。

4-11 人脑的结构与功能

3. 人脑中最有特征的部位——大脑皮质

大脑是人脑中占主导地位的部分。通常所说的大脑皮质是新皮质，旧皮质由于新皮质的发展而被挤到里面，即现在位于脑干上面的海马体等。按照功能定位，可在皮质上确定感觉区和运动区。感觉区分为视觉区、听觉区和体觉区。每个区都有神经通路联系身体的特殊部分。由于从效应上，整个机体每一处在感觉皮质上都有一个标志，体觉区就可以用身体的各部分表示，这种图称为“小人图”（图 4-6，图 4-7）。人大脑皮质的感觉区和运动区都很小，大部分是联络区。联络区（联合皮质）正是人的大脑的最难解释的功能和特征——记忆、语言、学习和个性等的发源地。大体说来，人的左脑主要负责以严密和次序为特点的逻辑思维，右脑负责以节奏、图形和想象为特点的形象思维。

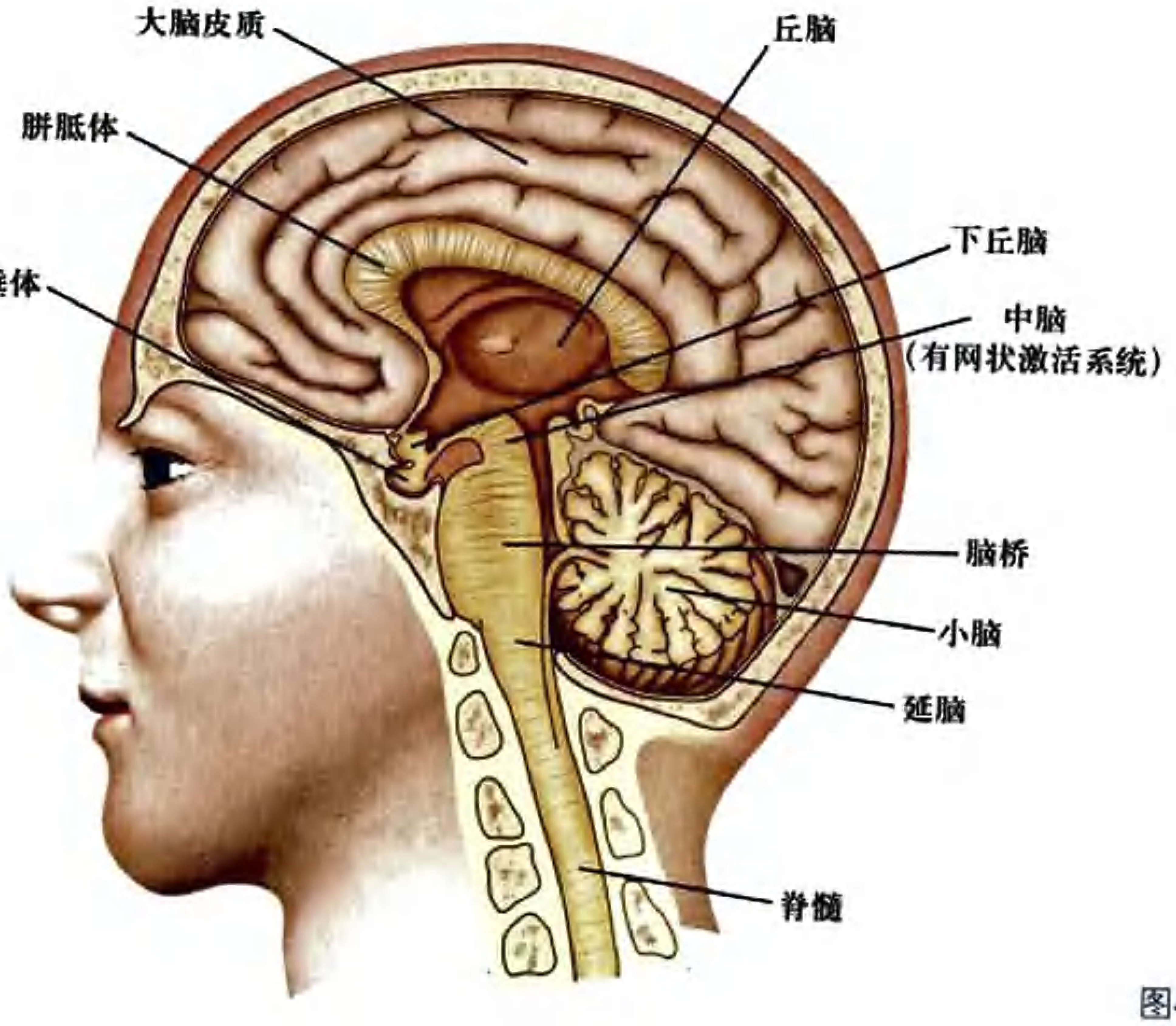


图4-5　人脑解剖结构图

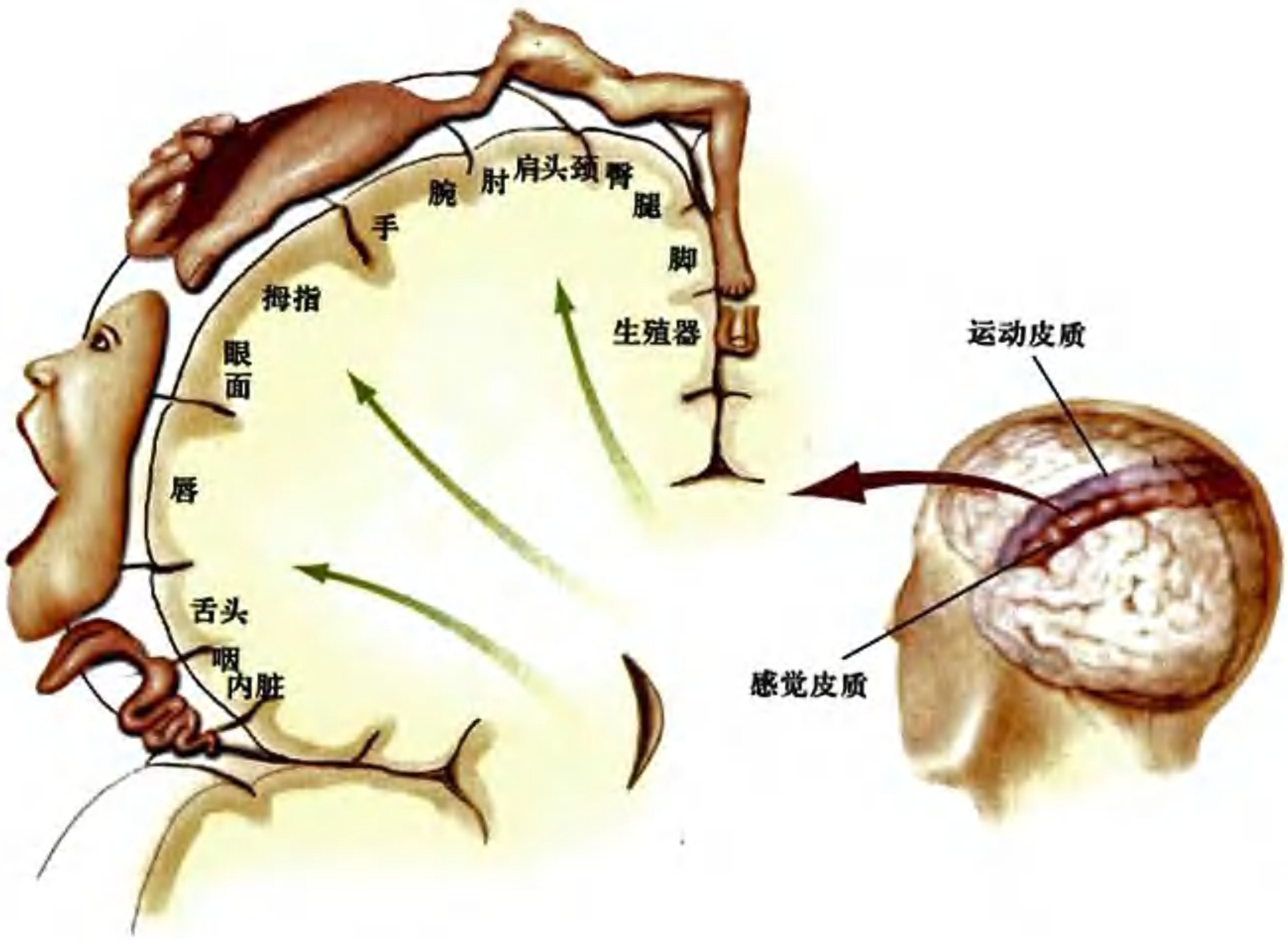


图 4-6　感觉皮质映射图（小人图）　从身体各部位接收的感觉信息按比例标示在顶叶的感觉皮质上。

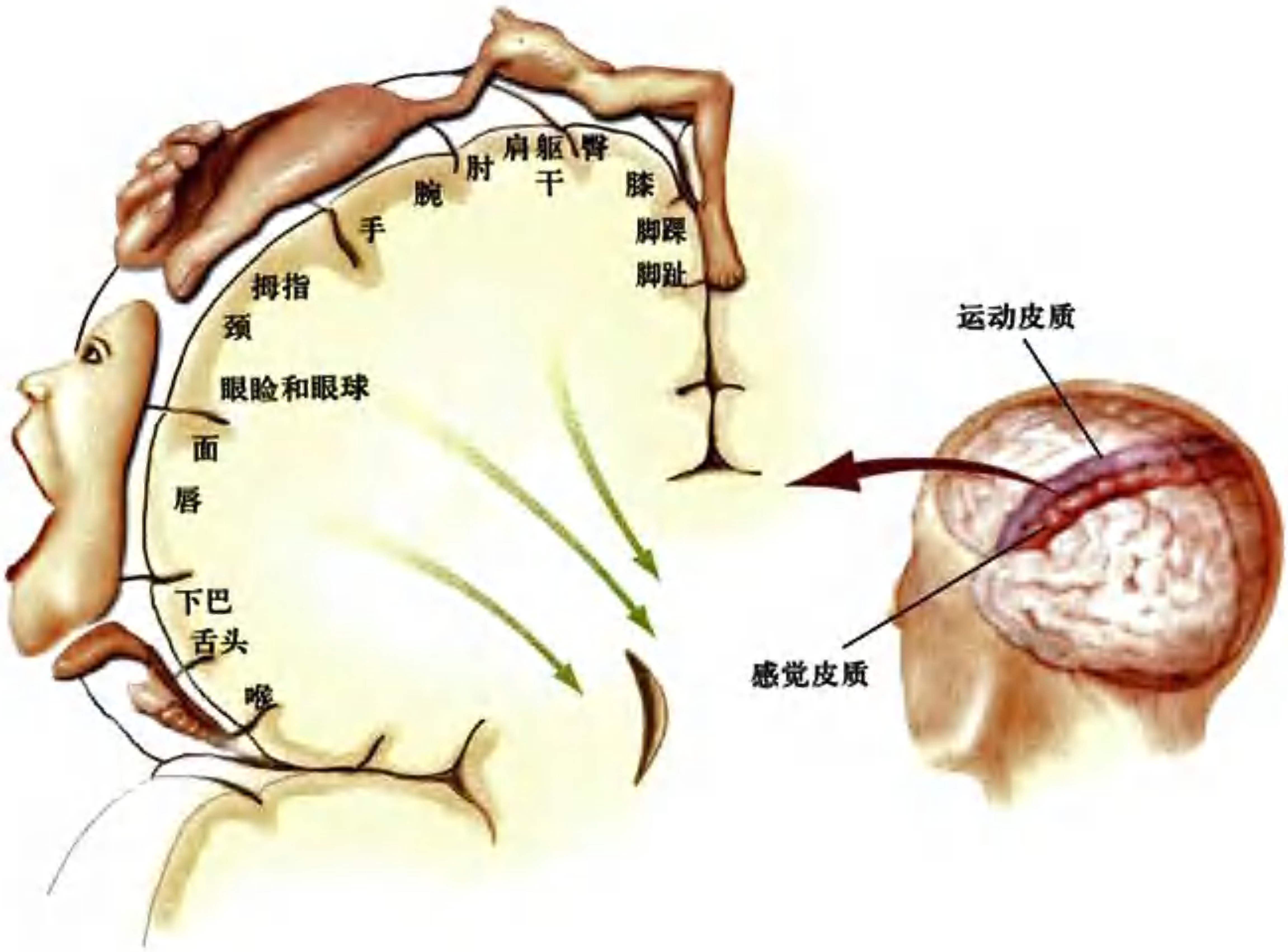


图4-7 运动皮质映射图（小人图） 发往身体各部分的信息都按比例标示在前叶的运动皮质上。感觉区和运动区内各点的大小和身体的各部分并不成比例，反映了各种体区的神经密度的不同。

· 热点浅说 ·

音乐家使用左脑处理音乐

神经生物学家 Gottfried Schlaug 用磁共振技术研究 28 个人对音乐的反应，磁共振脑图显示，当演奏巴赫的意大利协奏曲时，受试者都表现出 planum temporale 区（耳管以上的颞叶部分，据认为负责许多听任务）活动，但是非音乐家的脑活动集中在 planum temporale 的右侧，而音乐家主要在左侧。左 planum temporale 被认为控制语言加工。这一结果提示，音乐家和其他人不同，他们使用左脑处理音乐。也就是说，音乐家把音乐作为一种语言。研究者还不能解释为什么音乐家如此依赖于脑的语言加工区。他们认为这可能是因为音乐家“是通过名字学习给音调贴标签的”。但是他推测可能有更深层次的机制，可能有一种对语言和音乐的分析规则，存在于相同的脑区。早期就开始音乐训练，并且具有一定音乐修养（能够鉴别音调，不需要作音调对比）的人中，左脑活动主要是发音，因此儿童期的音乐训练可以促进 planum temporale 的结构发育，提高他们对音乐的辨别能力。

三、神经信息的传递

神经系统产生两种信息：神经冲动（电学性质）和神经递质（化学性质）。

1. 神经冲动的产生和传导

神经冲动（nerve impulse）是神经元产生的动作电位。离子学说较好地解释了神经冲动的产生（图 4–8）。

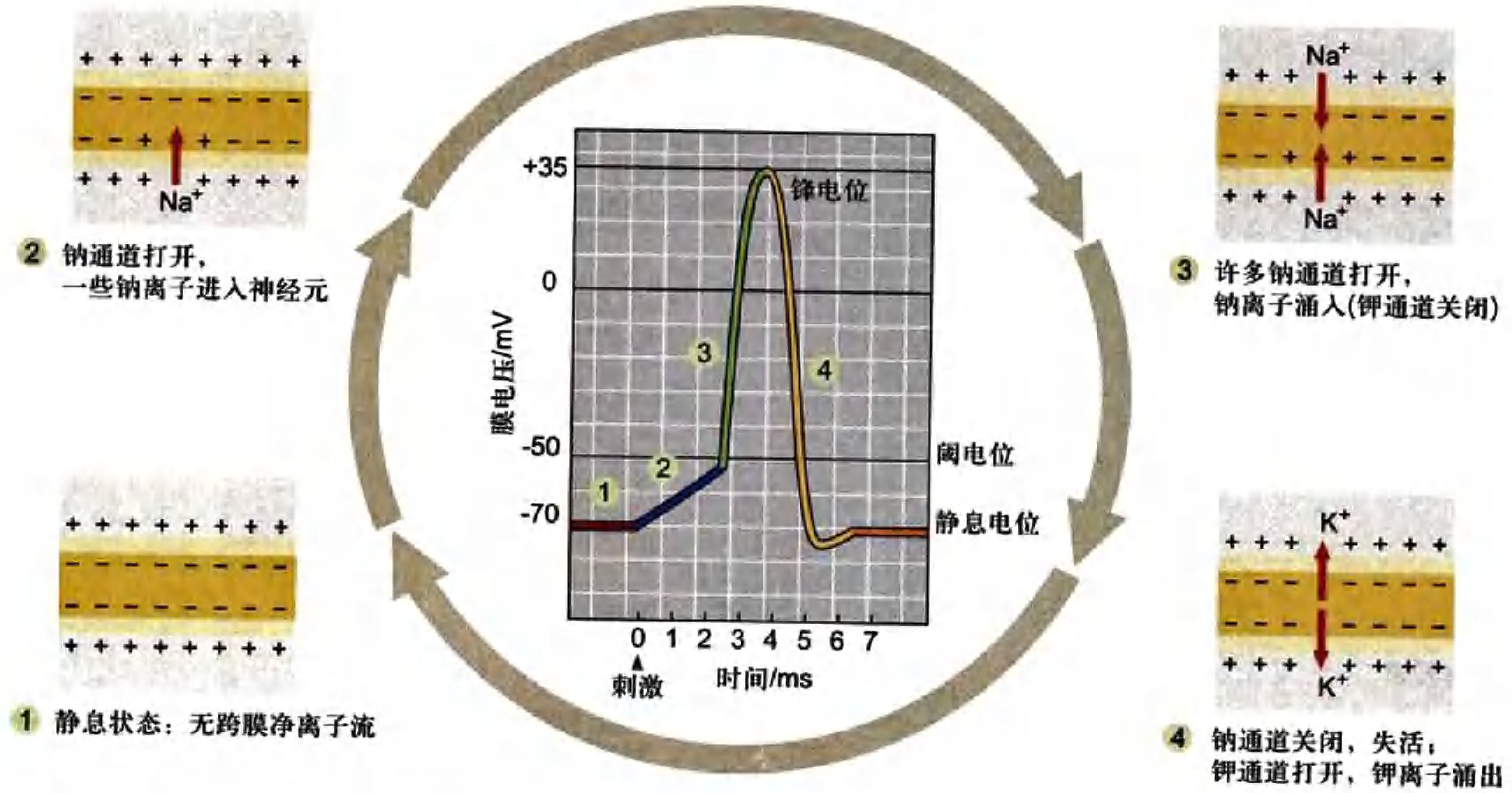


图4-8 神经纤维的膜电位的发生

（1）静息电位

细胞未受刺激时的电位称为静息电位。此时的细胞膜也称为极化膜或极性膜。以生活在海洋中的一种枪乌贼的运动神经元为例，用微电极测量乌贼的巨大轴突，得知轴突膜两侧的电位差是 70 mV，细胞膜内侧电荷为负，记为 -70 mV。

（2）动作电位

受刺激时，神经元细胞膜的透性会发生急剧变化。随着膜内正离子增加，细胞膜电位从静息时的 -70 mV 变为 0（去极化，图 4-8 中之②），并继续改变到 +35 mV（反极化，图 4-8 中之③），接着是再极化（图 4-8 中之④），在去极化—反极化—再极化过程中膜电位的变化就称为动作电位（action potential）。动作电位的出现就意味着神经冲动的产生。

4-12 由静息电位到动作电位

神经传导就是神经冲动沿神经纤维按顺序发生，高等动物体内的神经系统中神经冲动只向一个方向传递，来自感觉神经元的神经冲动总是向着中枢神经系统传导，而源于中枢神经系统的兴奋则向效应器方向传导。

2. 神经递质的分泌和突触传递

在神经元与神经元之间，或神经元与效应细胞之间，主要通过突触传递信号（图 4-9）。

神经递质（neurotransmitter）是神经元产生的化学物质，它贮存在称为突触小泡的囊泡内。当神经冲动到达轴突末梢时，突触前膜透性发生变化，Ca^{2+} 通道打开，Ca^{2+} 大量进入突触前膜，突触小泡移向突触前膜，与之融合，并将其中的神经递质以囊泡为单位释放（即量子释放）到突触间隙中，释放到突触间隙中的神经递质迅速扩散，与突触后膜表面的受体结合，使突触后膜通透性改变，Na^+ 大量流入突触后胞体，从而引发突触后电位；在触发突触后功能效应后，神经递质迅即失活。

4-13 突触受体及其信号传递的调节

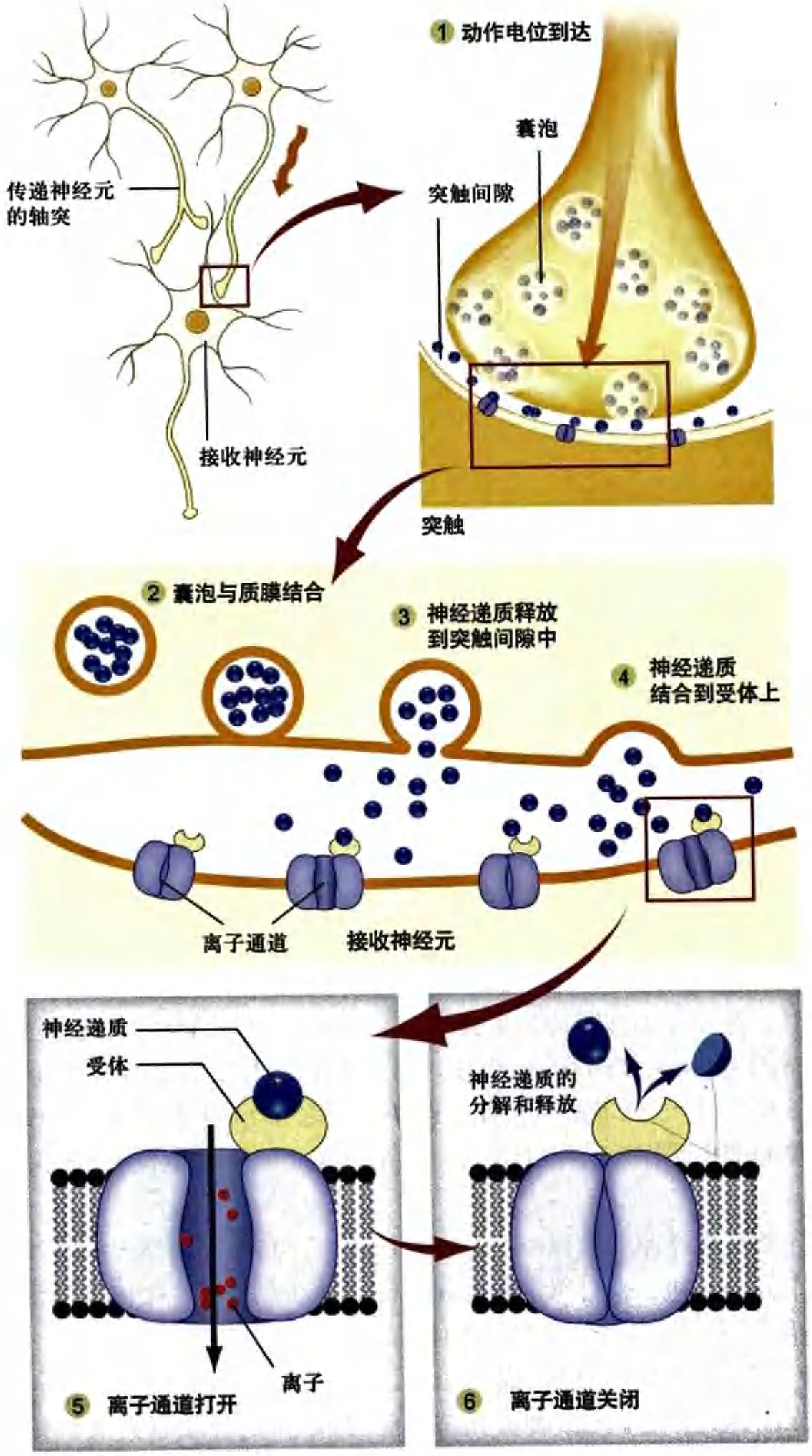


图4-9 神经信号的突触传递

4-14 作为神经递质的吗啡肽

随着研究的深入，神经递质的种类不断增多，如5-羟色胺等多巴胺，甘氨酸、谷氨酸、天冬氨酸、γ-氨基丁酸等氨基酸，一氧化氮，下丘脑神经肽、促皮质释放因子、促黄体释放激素、促甲状腺素释放激素、生长抑素、垂体后叶神经肽、血清素和其他一些神经肽等，均为神经递质。神经递质分为兴奋性（如乙酰胆碱）和抑制性（如去甲肾上腺素）两类。

还有一类专司调节的神经化学物质——神经调质，它本身不直接引起突触后效应，而是主要调制神经递质在突触前的释放，或影响神经递质在突触后引起效应的强度。20 世纪 70 年代以来发现的脑神经肽大多属于神经调质。

3. 一个神经元就是一个整合器

一个突触后细胞可同时与几个突触前细胞分别构成兴奋性突触和抑制性突触。一个神经元就是一个整合器，随时都在接受信息，加工信息，对信息分类整理，并决定对信息是响应（兴奋）还是沉默（抑制）。

四、探测有生命的大脑

1. 脑电测定

脑电活动是由大脑产生的电活动，可以从头皮或大脑皮质记录到，称为脑电图（electroencephalogram, EEG），它本质是中枢神经系统工作过程中神经和突触所产生的电噪声。目前脑电图已经成为一种常规检查，帮助诊断、监测脑损伤、脑血栓、神经官能症等疾病，也用于研究睡眠和麻醉过程（图 4–10）。一些新的脑电技术，把脑电活动与控制技术和成像技术结合起来，有可能使大脑与外界进行信息交换并接受控制。这对于脑瘫痪、退化、中风、脊髓损伤、多发性硬化症等中枢神经系统疾病患者的功能恢复有着极重要的意义。

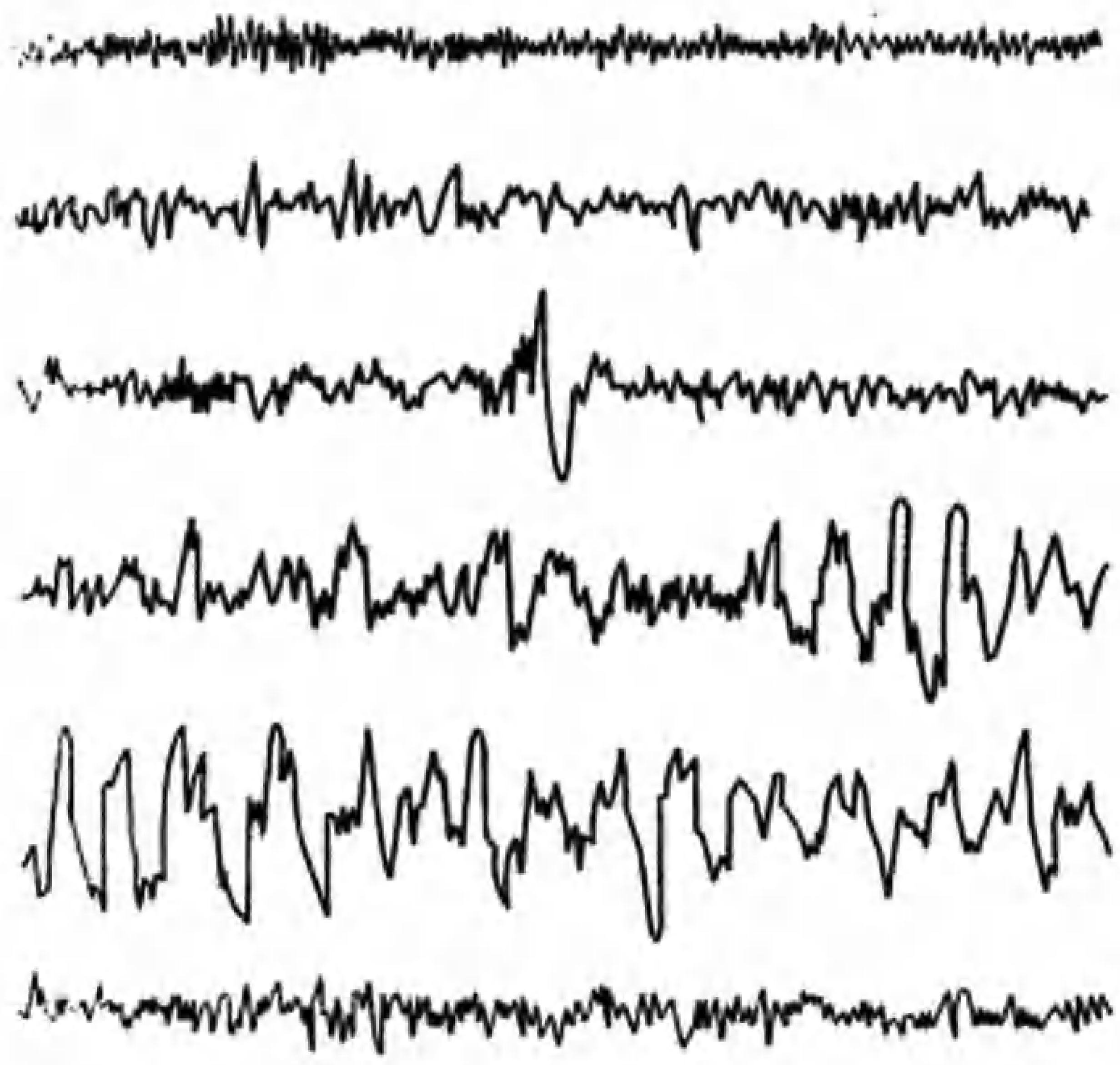
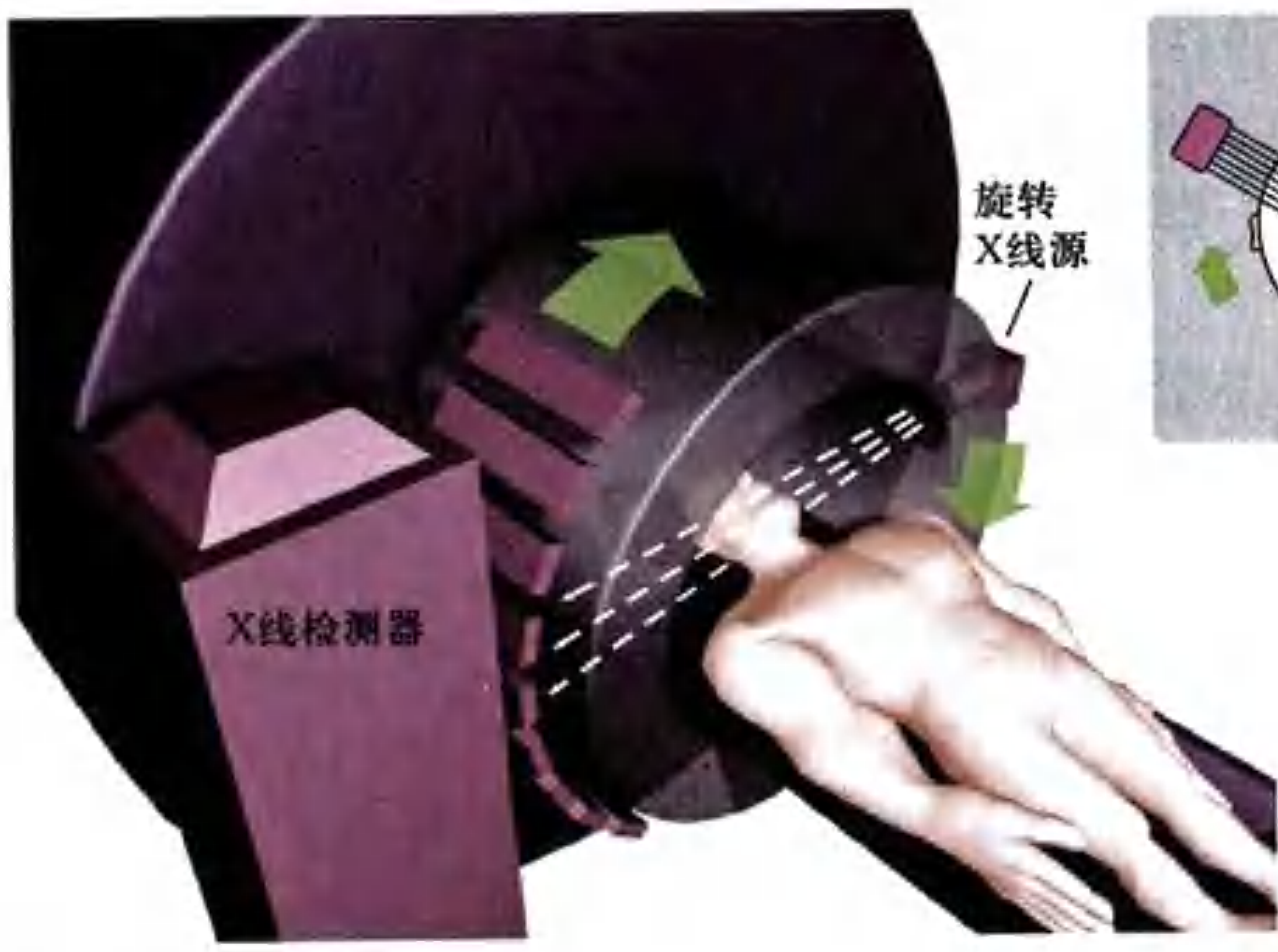


图4–10　睡眠阶段的脑电记录　A. 代表松弛苏醒状态。B. 比较快的无规则的脑波，典型地代表非REM睡眠的第一阶段。C. 非REM睡眠的第二阶段是大而慢的脑波，但偶尔会夹有爆发的快波。D,E. 非REM睡眠的第三、四阶段是大而慢的脑波。F. REM睡眠，脑波非常类似苏醒的脑。（REM——快速动眼睡眠阶段）

2. 脑功能成像技术

近 20 年来，使用 X 线的 CT（图 4–11）、正电子发射断层成像（PET）、功能性磁共振成像（FMRI）、回波平面成像技术（EPI）和光子成像等各种成像技术都被尝试用于探测脑部的结构与功能。这些成像技术各有长短，使脑血肿、脑瘤等病理状态的确认和诊断，以至脑部代谢状况的掌握，更为准确。

4–15　脑功能成像技术



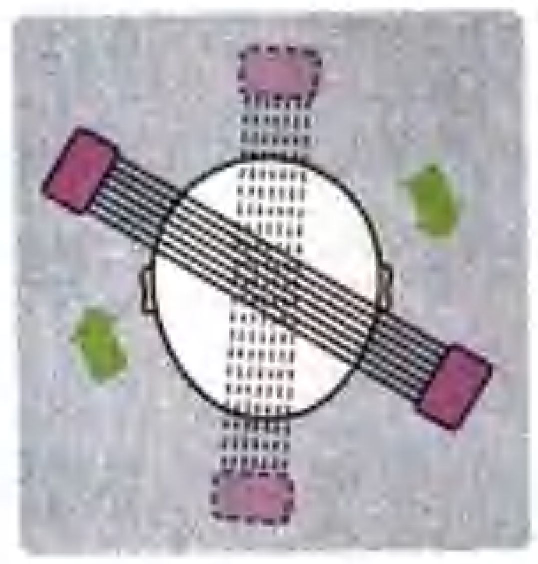
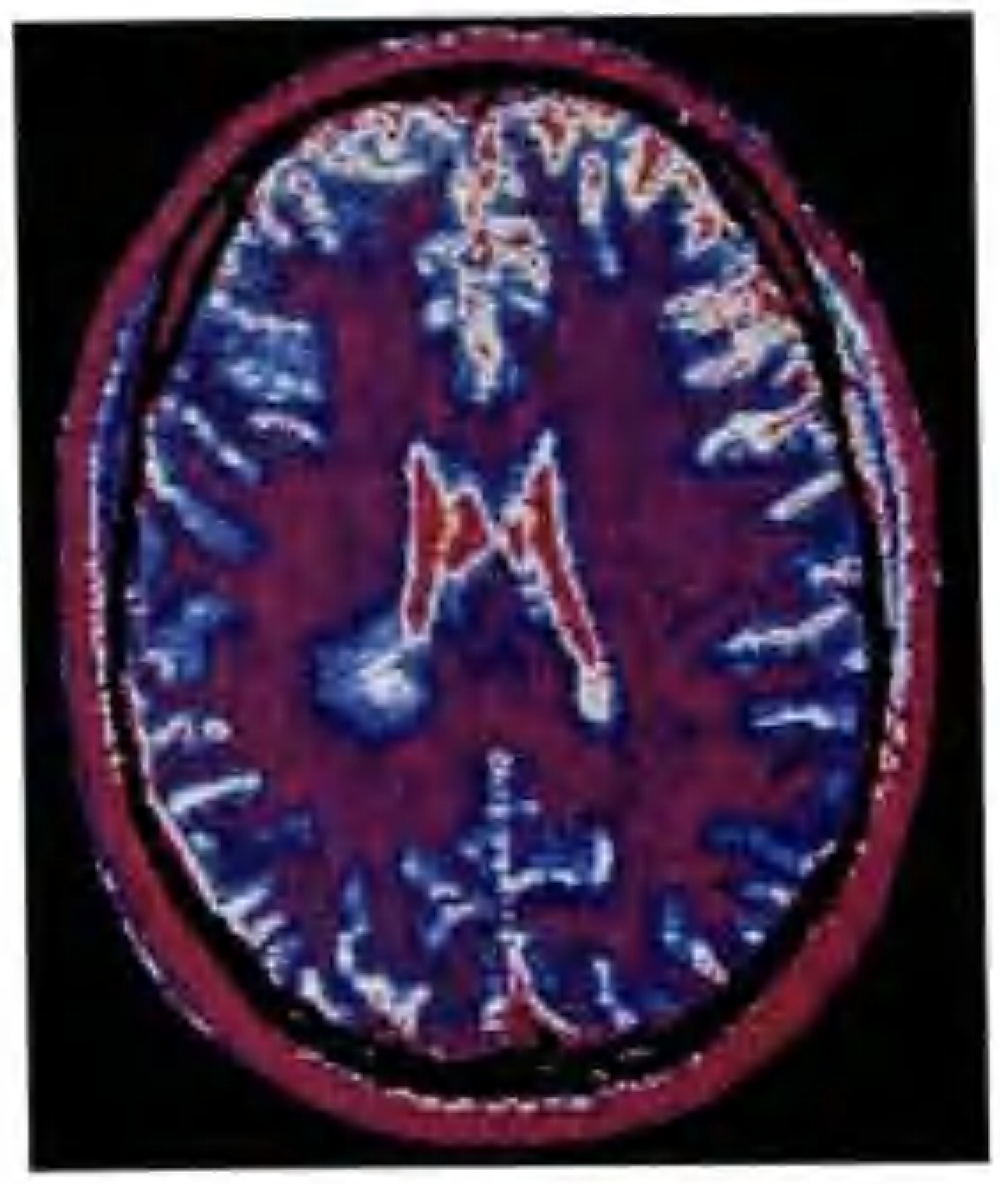



图4-11 脑的CT扫描

第三节 学习和记忆

学习和记忆是人获得环境知识的一种持续进行的神经过程。学习是人根据经验改变的行为，记忆则能将学习行为中获得的知识存储和读出，它是学习的必要条件。学习和记忆使人类能适应和改变不断变化的环境，求得生存、繁衍和发展。

神经生物学家和心理学家通过对人类自身的观察和研究，特别是对动物（海兔、果蝇、小鼠）的实验研究，逐步打开了研究学习与记忆的通道。

一、学习与记忆的类型

1. 学习类型的区分

（1）行为学习和认知学习

行为学习和认知学习是社会生物学家对学习行为的一种分类。行为学习是学习者对环境刺激响应的结果，即所谓"经一事，长一堑"。认知学习是观察学习，示范和模仿等就是利用人的观察学习本能。

（2）非联合型学习和联合型学习区分

4-16 热点浅说：蜜蜂寻找蜜源时的学习行为

非联合型学习和联合型学习是神经生物学家对学习过程做的一种分类。

我国民间谚语中说，"一只鸭子下河，十只鸭子也下河"，生动地表现了一种不受其他过程影响的、习惯化的学习动作；又说"见了草绳就是蛇"，则是形象地表现了一种受假定的客观不存在的过程的影响的学习，即敏感化学习。这两类学习都属于非联合型学习。

与此相反，某些学习可以受其他存在的过程的影响，这种学习方式称为联合型学习。例如，饥饿的大鼠触动杠杆后，就可以得到食物，大鼠就会有意地去触动杠杆，因为动物在联合型学习中学会了某种预示关系。从联合型学习可以发展出一种训练方法。例如，学习走迷宫，如果同时给以食物奖励，大鼠的学习过程可以加快，没有食物奖励，这个过程就会很慢。

2. 记忆类型的区分

（1）按保持时间区分

记忆按保持时间可以分为感觉记忆（sensory memory）、短期记忆（short-term memory，STM）和长期记忆（long-term memory，LTM）。

感觉记忆：我们看电影时，觉得其中的动作都是连续的。这就是视觉感觉记忆的结果，视觉感觉记忆持续大约 100 ms，由于记忆留存，间隔很短的不连续动作就变成连续的。

短期记忆：可以持续数秒或更长的时间，也称为近期记忆或工作记忆（work memory）。工作记忆指为完成某一复杂的认知任务（如语言理解、学习、推理、心算）时，需要短时间临时保持或操作某种信息。信息可以是语言的、视觉的或听觉的，也可以是情感的。

长期记忆：更长时间甚至终生不忘的记忆称为长期记忆。

（2）按记忆事物的性质区分

记忆也可以按记忆事物的性质分为陈述性记忆（declarative memory）、程序性或暗示性记忆（procedural /implicit memory）。

陈述性记忆，也称显析性记忆（explicit memory），储存的是具体的事件或事物及其相关性，例如，某天在某处做了什么事，怎么做的等等，有情景，有语义，这些记忆是可以陈述的，即可以用语言描述。

程序性或暗示性记忆包括对学习过程获得的技巧、习惯、感受等等的记忆，是不能用语言陈述的。它的表现往往是无意识的，例如会走路，会骑车，会说话，情绪流露等。

二、对学习和记忆机制的探索

1. 人脑不同部位在学习和记忆中的作用不同

通过临床病例、人脑病灶数据、手术动物模型和脑功能成像技术，已经证明，海马体、杏仁核、下丘脑、小脑、间脑和大脑皮质等参与学习和记忆（图 4-12）。脑的这些结构部位和它们之间的神经通路及其形成的交互联系投射是学习和记忆发生的基础。

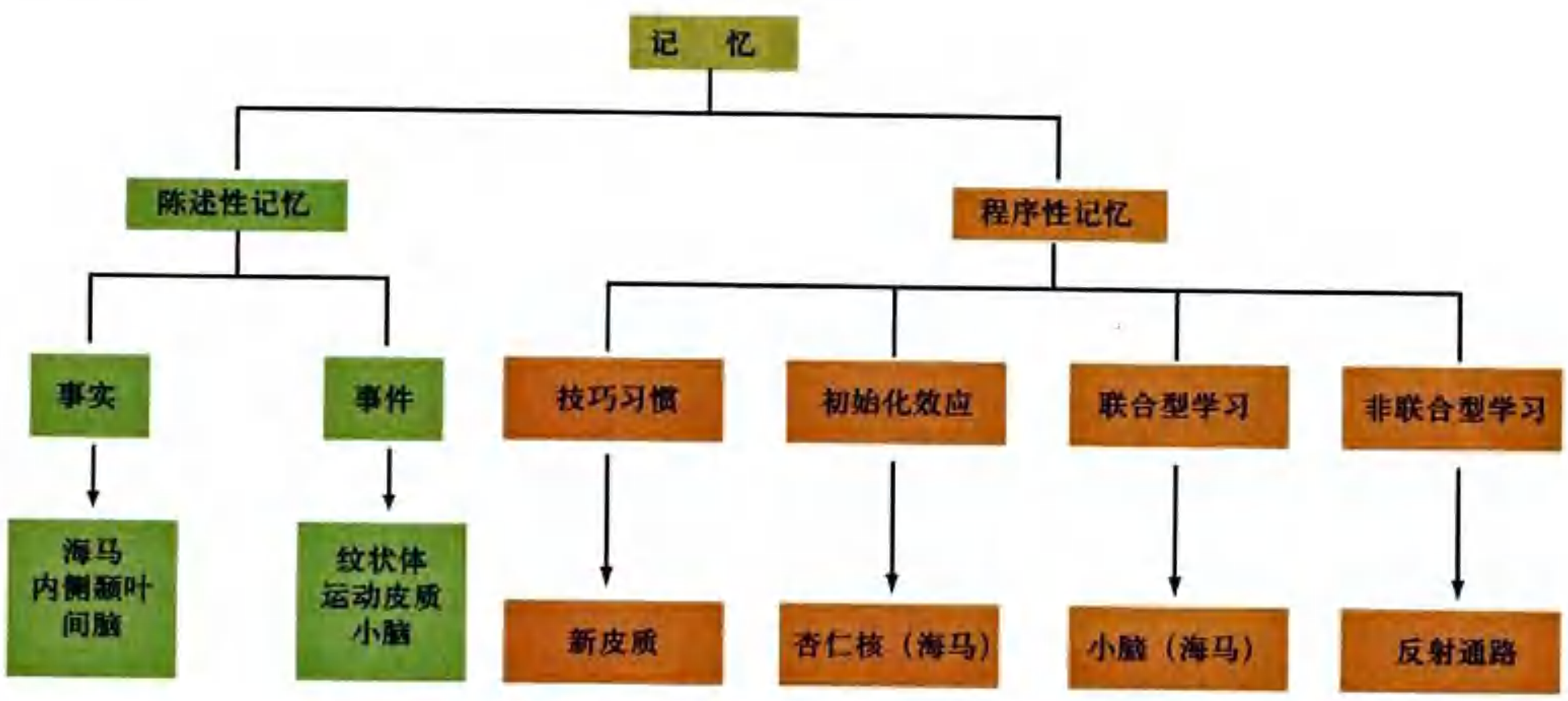


图4-17 人脑不同部位在学习和记忆中的分工协作

图4-12 记忆的分类及其相关的脑结构

· 热点浅说 ·

动物的学习行为——印记现象

动物出生后的极短时间内，第一次接触到的事物会留下极强的记忆，指导它的行动，这就是印记现象。德国著名的行为学家劳伦兹（K. Lorenz）做了一个实验，他让刚孵化的雏鸟在睁开眼时最先看到他，很快，这群刚孵化的幼雏，无论是鹅、天鹅或寒鸦，都紧随着他，他走到哪里，这些动物也跟到哪里（图 1）。这就是有名的印记或印随实验。这是动物的一种学习模式。不同的鸟有自己的印记特点。例如，雏野鸭对黄绿色物体最敏感，小鸡对黄或蓝色敏感，而林鸭则对声音敏感。劳伦兹发现印随他的小鹅快成年时，会向他而不是向它们的同类求爱。

印记现象也存在于鱼类。小鲑鱼成熟时，它们根据它们在刚孵化出来不久的敏感期所印记的故乡的溪水的气味，从海洋进入河口，溯流而上，返回它们的出生地。这个敏感期可能只有几个小时，而从那以后经过的时间可能是 4～5 年。

为什么动物印记第一次接触到的事物？从自然选择的角度分析，印记提供了一个现成机制，使动物能识别自己的同类、双亲或后代。印记提供了一种非常重要的适应。它帮助幼年动物识别自己的父母，使父母不浪费能量去养育非自己的后代。并且，印记也有助于适龄动物个体间的交配。



图1　印记现象

2. 记忆的细胞机制

4–18　通过动物实验研究学习、记忆的机制

1949 年加拿大神经生物学家赫伯（Hebb）提出，一群同时被激活的神经元可称为细胞集合，细胞集合内的所有神经元彼此形成突触联系，刺激引起了细胞集合的同时激活和相互应答，从而产生对刺激的短时记忆。神经元反复活化，那么它们之间的所有突触就会更强，对刺激的短时记忆就会被巩固。这个观点得到许多神经生物学家的认同，被称为赫伯（Hebb）规则，强调学习和记忆的发生是由突触强度改变引起的；具有这种可塑性的突触就称为赫伯突触（Hebbian）。用家兔的海马组织和海兔所做的研究，为在学习和记忆中突触改变的 Hebb 规则，提供了实验依据。

3. 学习和记忆的分子机制

通过果蝇记忆突变体的研究，已经揭示出短时记忆和长时记忆中发生在突触部位的分子事件。用射线或诱变剂可以使果蝇突变，其中有些突变体有学习和记忆缺陷，分析它们与正常个体间的基因组成差异，就可以确定与某一种学习功能有关的基因，用这样的方法，找到了果蝇与执行嗅觉任务有关的基因。

在哺乳动物中，运用基因剔除、转基因和反义技术，以及利用抑制基因表达的药物，研究与认知有关的基因，也可以证明记忆与基因有关。

作为学习的一个部分，人类的语言能力是否由其基因调控，也是研究的一个热点。

4–19 语言能力有无遗传控制

三、改善学习和记忆

尽管关于学习和记忆的机制的研究才刚刚开始，人们已着手进行改善学习和记忆的研究，并提出一些有意义的建议。

一个公认的改善记忆的建议是不断地学习。人脑仅大脑皮质就有 1 000 亿以上的神经元，这些神经元之间形成的突触联系可以达到 10^{15} 以上。这个天文数字说明人脑有无限的学习潜力。迄今为止，关于学习与记忆的研究所揭示的最重要的事实就是，学习和记忆可以增强突触的可塑性，形成新的神经联系。因此，要保持学习和记忆能力，唯一的途径就是不断地学习和记忆。古云："活到老，学到老"，是很有道理的。

第二个建议是学会忘却。记忆是随时间变化的过程，在漫长的进化和适应过程中，人类的大脑不仅学会记忆，也学会忘却。一个最典型的例子就是我们对遥远的过去的记忆，通常都是美好的。显然，随着时光流逝，人们忘却了许多不愉快的事情。这种忘却对于个体生存显然是非常重要的，对于学习和记忆新事物也是重要的。

第三个建议是健康饮食和合理作息。人们早就知道饮食和睡眠对记忆的重要性。例如，慢性酒精中毒可能影响人体对营养的吸收，引起一种 B 族维生素——硫胺素的缺乏。硫胺素缺乏可导致脑的结构性损害，影响记忆力。

那么有没有能改善记忆的物质？对大鼠等动物在学习前后的生物化学分析表明，大鼠训练结束后，其皮质和海马体的乙酰胆碱和乙酰胆碱转移酶的水平都增加。向大鼠的脑室注射硝普钠，让它在鼠脑中缓慢释放一氧化氮，大鼠的学习成绩就会明显提高。阻断一氧化氮的合成，大鼠的学习成绩就下降，这就是说乙酰胆碱和一氧化氮影响海马体的长期记忆。用类似的方法也证明生长抑素、加压素等多种神经肽都有加强和改善记忆的现象。在学习和记忆过程中，各种神经递质和神经活性肽都起着重要作用。

转基因技术也证明了这一点。例如，我国留美学者钱卓将 NMDA 受体基因导入小鼠，获得了转基因的聪明鼠。与对照相比，转基因的聪明鼠能很快地学会走迷宫，获取食物。这些与学习记忆有关的物质都是人和动物的神经系统在学习记忆过程中产生的。

第四节 激素系统的信息传递

激素（hormone）一词源于希腊语 horman，含激动或刺激之意。激素作为调节物质，参与了动植物的所有的生理过程。

动物尤其是哺乳动物，其激素种类很多，结构多样。到目前为止，已经鉴定的哺

4-20 人体主要激素

乳动物激素至少有 50 种。它们可以按照化学本质分为 4 类：蛋白质和肽类（如下丘脑激素、垂体激素、胰岛素等），氨基酸衍生物类（如肾上腺素和甲状腺素），甾类（如肾上腺皮质激素），还有脂肪酸类（如前列腺素）。

植物激素种类较少，分子结构简单，植物中没有专门分泌激素的组织和器官，激素的作用特异性也比较低。本节侧重于介绍人体激素系统。

一、激素的产生和激素平衡

人体内分泌系统包括以下重要的内分泌器官：下丘脑、垂体、甲状腺、肾上腺、胸腺和性腺等（图 4-13）。在机体的其他组织或器官中也散布有分泌激素的细胞。

人体内分泌系统是一个高度有序的多级控制系统。每一级组织或器官都接受上一级分泌的激素的控制，反过来其分泌量也影响上级的分泌。如图 4-14 所示，下丘脑释放出促甲状腺激素释放激素（TRH），TRH 促进垂体前叶释放较多的促甲状腺素，促甲状腺素又刺激甲状腺释放甲状腺素，最上一级内分泌腺下丘脑接受其下级内分泌腺——垂体前叶和最下级内分泌腺甲状腺分泌的激素等的反馈抑制。一个系统本身工作产生的效果反过来又作为信息进入该系统之中，并指导该系统的工作，这就是反馈。如果反馈的结果是使工作效果加强，称为正反馈，反之则是负反馈。负反馈一般也简称为反馈。激素分泌的调节是负反馈控制。

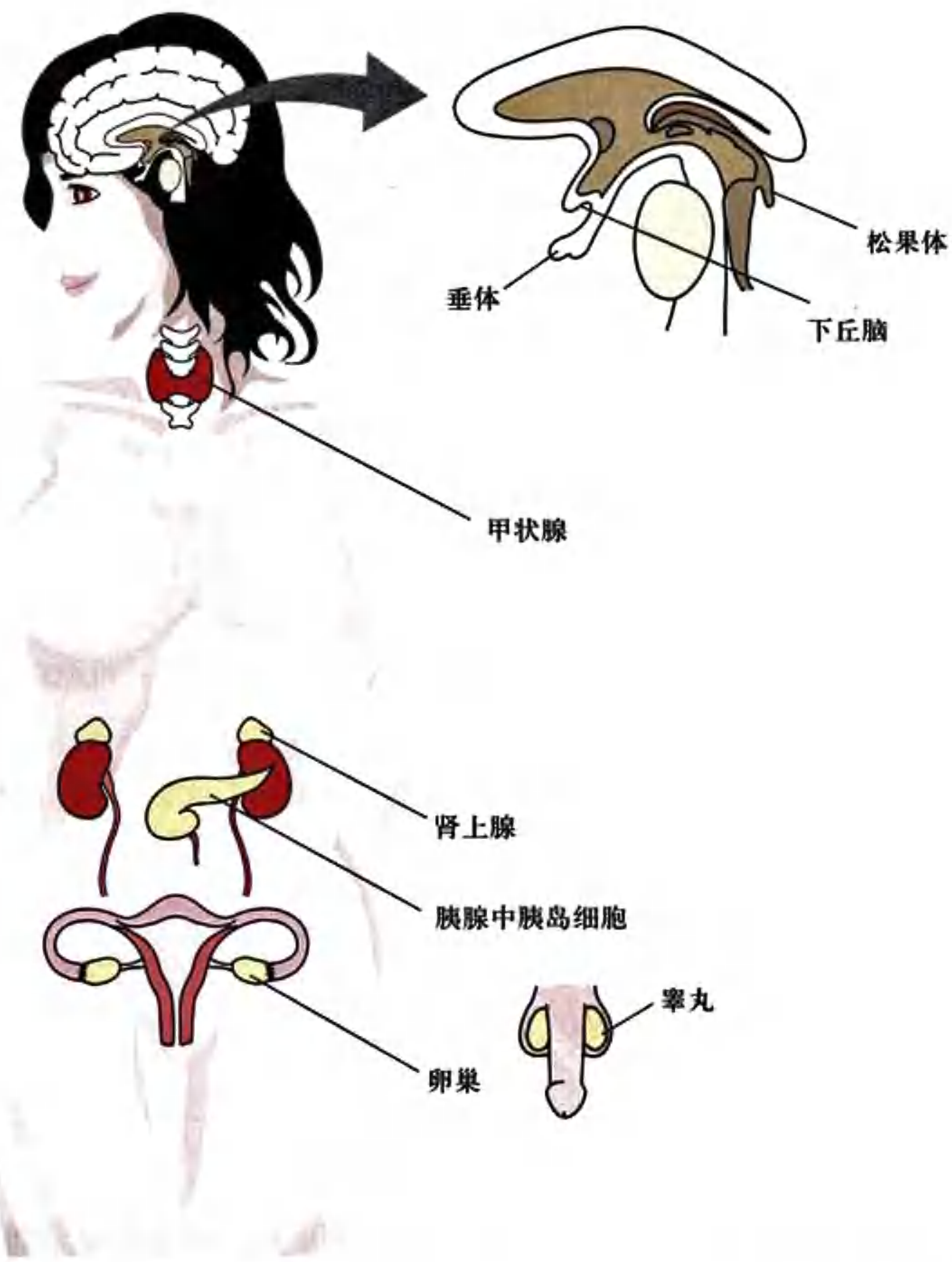


图4-13　人体内分泌系统



图4-14　甲状腺素对垂体前叶和下丘脑激素分泌的负反馈作用

激素的分泌量还受生物体内外环境的改变的影响，例如，下丘脑分泌抗利尿激素，它能提高肾集合管管壁通透性。身体缺水时，抗利尿激素分泌多，集合管通透性高，重吸收的水多，尿量少；饮水多时，该激素分泌少，集合管通透性低，重吸收的水少，尿量就多。

激素作用强烈，只需极微量就可产生很显著的影响。在没有环境刺激时，激素在血液中的浓度一般为 $10^{-12} \sim 10^{-7}$mol/L。

正常情况下体内各种激素的作用是相互平衡的，激素平衡对维持机体健康是非常重要的。任何一种内分泌腺体发生亢进或减退，都可能破坏激素平衡，就会引起代谢紊乱，生理功能失调，其后果是严重的。

二、激素信息传递到达细胞后的级联放大效应

大多数水溶性激素如蛋白质、肽、氨基酸衍生物类激素，其受体在细胞膜上，脂溶性激素如甾类激素和甲状腺素的受体则在细胞内或细胞核里（见本章第一节）。值得注意的是，少量激素分子经过细胞的级联放大效应，表现出强烈的作用。

肾上腺素（epinephrine）（图 4-15）是肾上腺的髓质分泌的一种氨基酸衍生物激素。当受到惊吓、急速运动和长期饥饿等情况下，肾上腺素的分泌就会增加。肾上腺素与靶细胞上的受体结合，激活了与受体近细胞膜内侧部分偶联的 G 蛋白，活化的 G 蛋白激活腺苷酸环化酶，产生第二信使环腺苷酸。环腺苷酸引发细胞内一系列酶反应。由第二信使引发的系列酶促反应中，一个酶的激活可以促进许多底物酶的激活，因此，细胞内级联反应就具有放大的效能。这就是为什么极微量的激素却有极强烈的后效。

4-21　人体的血糖调节

对于脂溶性激素，如类固醇激素来说，与胞内受体结合，激活受体后，引起转录因子活化，转录因子结合于 DNA，调节特定基因的表达，使得某种蛋白质合成增加或减少，也体现级联放大的效果。

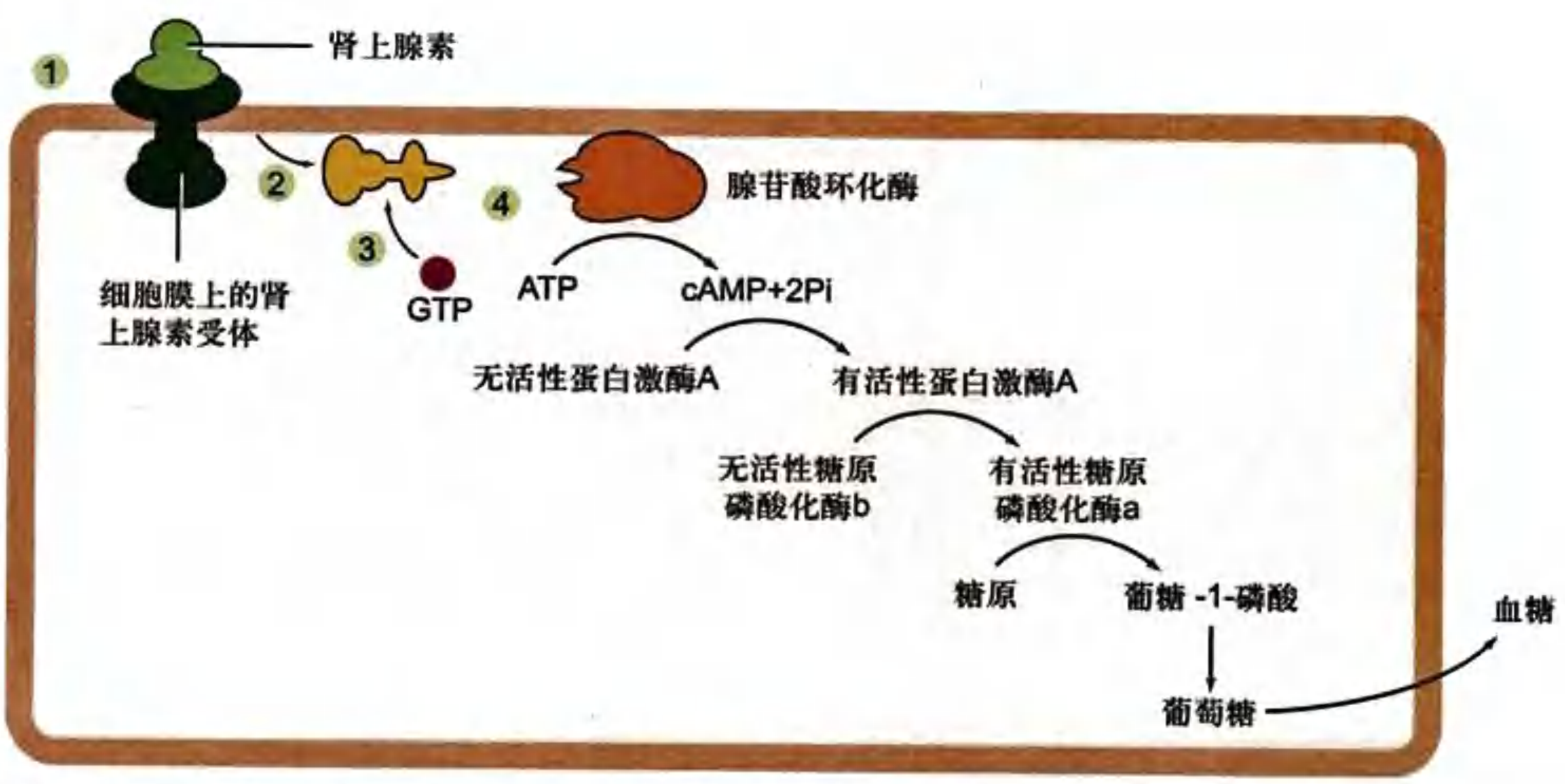


图 4-15　肾上腺素作用于靶细胞时的级联放大效应　①肾上腺素与膜上受体结合。②受体使 G 蛋白活化。③活化的 G 蛋白脱下 GDP（未示），结合 GTP。④活化的 G 蛋白使环化酶活化。

· 热点浅说 ·

胰岛素和糖尿病

胰岛素是哺乳动物的消化腺体——胰中的内分泌细胞 β－胰岛细胞产生的一种小相对分子质量球状蛋白质。由于胰岛素分泌不足引起的糖尿病称为胰岛素依赖型糖尿病（I 型糖尿病），其他原因引起的糖尿病则称为 II 型糖尿病。人类对胰岛素的认识是从胰岛素依赖型糖尿病开始的。糖尿病是一种发病率较高的代谢疾病，其典型症状是持续的高血糖和尿糖以及“三多一少”，即多食、多饮、多尿和体重减少。早在 1886 年，就已发现切除胰的狗的尿中含糖很多，推测糖尿病可能和胰有关。进而又发现糖尿病与胰的有管腺部分无关。1922 年，加拿大多伦多大学的班亭（F. G. Banting）等用结扎胰腺管后萎缩的胰制备了滤液，用胚胎胰制备了提取液，接受注射治疗的实验动物和糖尿病患者糖尿病都得到了控制。从而确定糖尿病和胰岛素的关系。1926 年，牛的胰岛素被首次提纯结晶，1954 年，牛胰岛素的氨基酸序列被测定，确定胰岛素含有 51 个氨基酸残基，两条肽链（A 链和 B 链）以两个二硫键连接。20 世纪 60 年代首次实现了胰岛素的人工合成。80 年代，用遗传工程实现了用细菌生产人胰岛素，称之为重组人胰岛素。

胰岛素和靶细胞的质膜上的胰岛素受体结合，引起胰岛素受体和细胞内一系列蛋白质磷酸化，这些蛋白质的激活或失活（图 1），深刻地影响着细胞的代谢活动和基因活动。因此，糖尿病的成因也包括胰岛素受体的不足等因素。

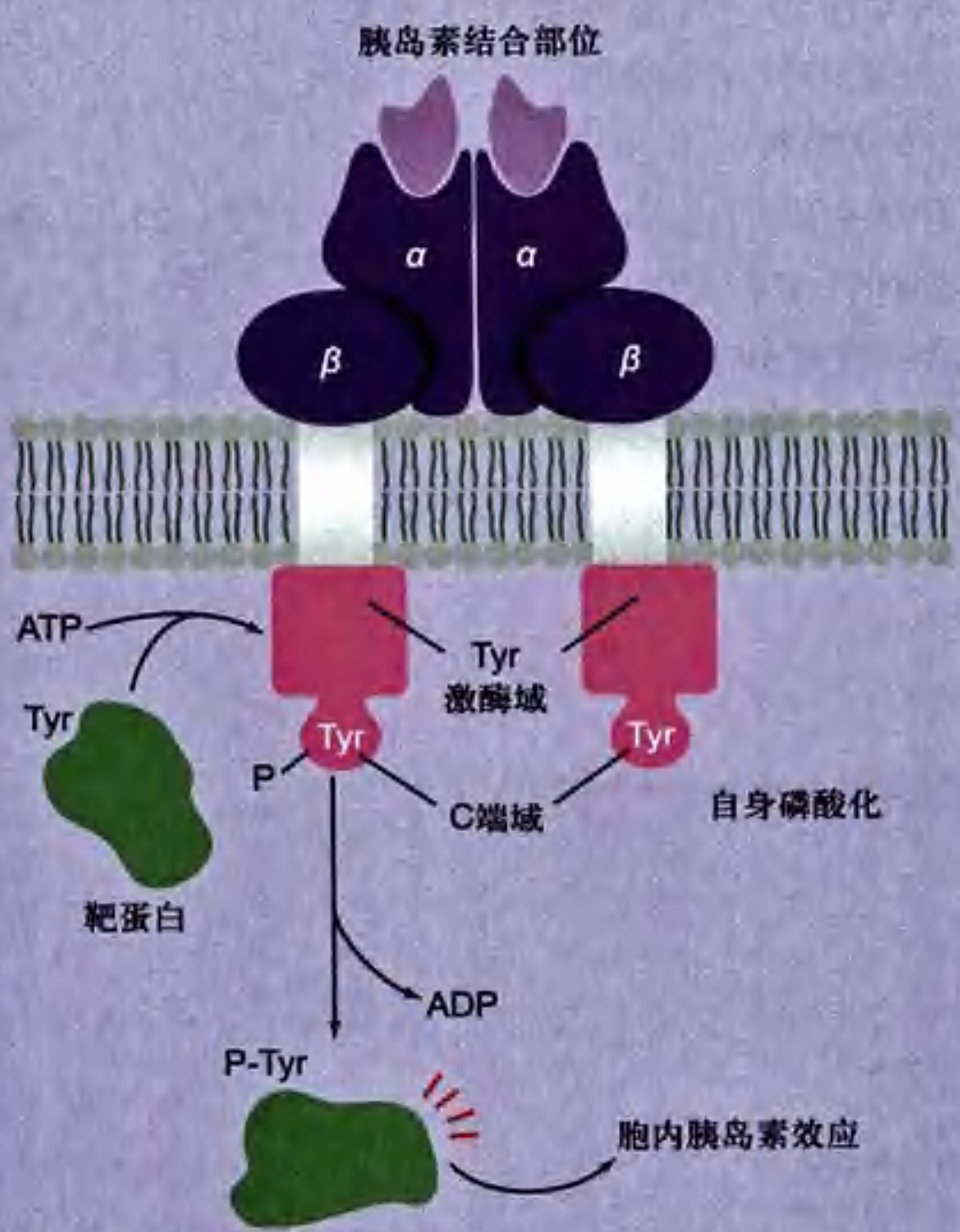


图1　胰岛素信号传递　胰岛素结合胰岛素受体后，使受体细胞质部分的酪氨酸蛋白激酶活性区域激活，催化自身磷酸化，进而催化下游蛋白质磷酸化，最终引起细胞效应。

三、昆虫信息素和生物防治

昆虫体内激素在昆虫发育变态中起重要作用，如蜕皮激素。此外，昆虫还分泌多种体外激素。许多昆虫都能向体外散发各种独特的化学物质，这些物质能用来标明地址、区分同类、引诱异性、寻找配偶、报警或者集合群体等（图 4–16）。生物学家将通过化学物质传递信息的方式称为化学通讯，在生物个体间起信号作用的化学物质就称为信息素（pheromone）。蜜蜂或马蜂等受到侵扰会反击，用毒刺蜇人，同时放出警戒素，留在人皮肤中的警戒素就成了标志敌人位置的信息素，吸引蜂群大举进攻。蚂蚁、蚜虫也分泌警戒素。少量的警戒素有报警作用，浓度升高，引起蚁群逃窜，浓度继续增加，则使蚁群自相残杀。蚂蚁的工蚁在爬行中或者蜜蜂的工蜂在飞行中还会留下表示路标的信息素——踪外激素，引导同伴前往聚餐或返程。

舞毒蛾

蚕

秋黏虫

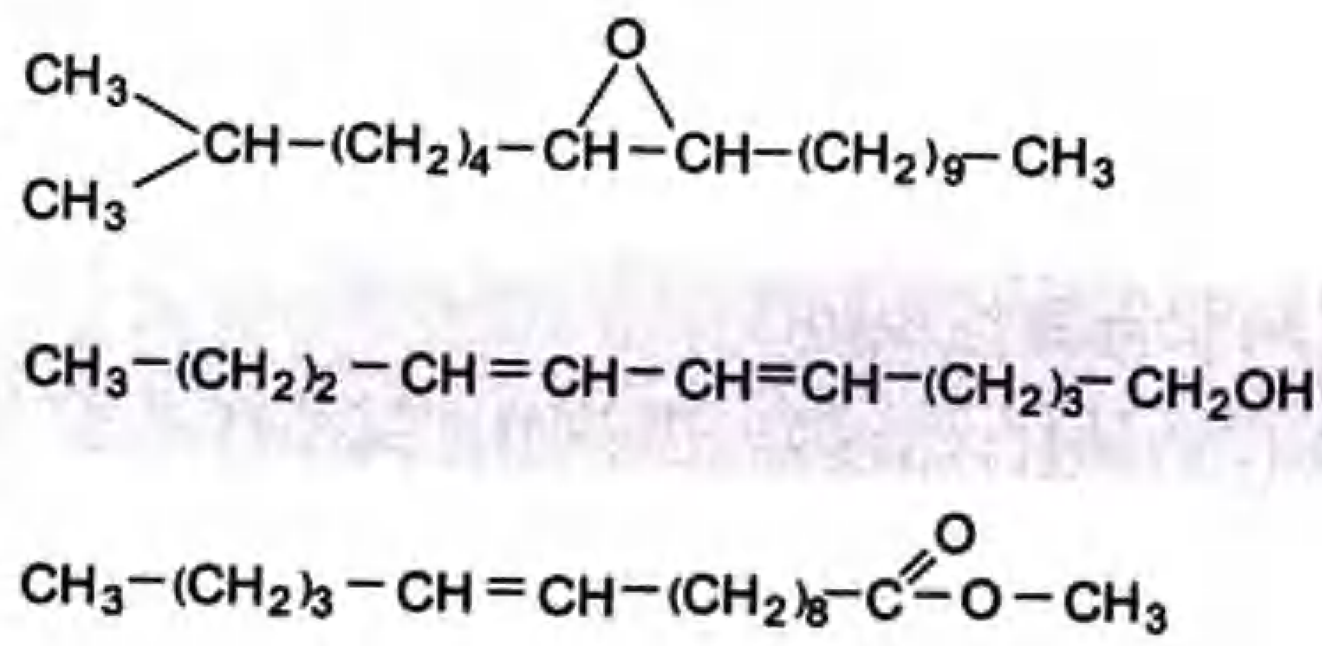


图4–16　昆虫间的化学通讯　雌蛾分泌性外激素，引诱雄蛾来交配。不同昆虫的性外激素，大多是12～18碳的长链烷、醇、酯。

在信息素中最普遍、最重要的是吸引异性的性信息素或性外激素。性信息素对昆虫的交配繁殖非常重要，可以说是决定昆虫生存的关键物质。舞毒蛾一类夜行昆虫，一只雌蛾最多能分泌 0.1 μg 的性信息素，这足以引来 100 万只雄蛾。从家蚕、家蝇、蜜蜂、红铃虫等 30 多种昆虫中提取了性信息素，并弄清了它们的化学结构。性信息素都是萜烯类有机分子。因为性信息素的含量很低，鉴别工作相当困难，从 50 万只雌蚕蛾才能提取到 12 mg 性信息素。现在有些性信息素已经能人工合成，并已经被用来干扰农作物害虫的交配，作为害虫生物防治手段。

昆虫是如何接受同类或异性发出的信息的呢？昆虫的触角起着接收天线的作用，昆虫能探测气味分子发射的红外光谱，并根据光谱所示波长的变化确定距离寻找到目标。家蚕雌蛾分泌一种称为家蚕醇的性信息素，能在很远距离被雄蛾接收；在家蚕醇分子与空气分子的比例为 $1:10^{17}$ 时，雄蛾仍能嗅出，并逆家蚕醇的浓度梯度飞行，找到雌蛾。

4–22　飞蛾扑火——接收红外光谱的昆虫天线

对昆虫性信息素，生物天线和红外光谱的关系的研究是很有价值的。对这个领域的研究可能为人类提供对付农作物害虫的非常有效又没有杀虫剂副作用的控制手段。例如，对付危害谷类作物的谷蛾，只需要一台能发射窄谱的红外或微波发射仪就可以，需要的时候打开，不需要的时候关上，没有任何化学残留。当然，在朝着这个目标努力的过程中，仍有很长的路要走。

第五节 免疫系统的信息传递

生物体具有区别自己和非己，排除非己，保护自己的防御机制，通称为免疫（immune）。外来的能引起免疫的物质统称为抗原。因此，免疫也特指对异种抗原的识别和排斥。免疫本质上是免疫细胞对内外环境的抗原信号的反应，即免疫应答。

一、免疫类型

1. 先天性免疫和获得性免疫

机体合成一些对微生物有毒的物质，阻止微生物滋生，或者病菌一进入人体，就会遭受免疫细胞的进攻。这些与生俱来的天然屏障是先天性免疫的基础。婴儿感染了天花，病愈后终身就不再患天花；或者出生后种牛痘，可以抵抗天花，就是因为人体接触了痘病毒后产生了专门识别和排斥痘病毒的抗体。这属于获得性免疫，是个体发育过程中接触异种抗原后发展得来的免疫能力。

2. 特异性免疫和非特异性免疫

巨噬细胞不管入侵物是什么，都一律吞噬，虽动作迅速，却不够有力，属于非特异性免疫。机体受病原感染会出现炎症，表现红（充血）、热、肿（组织液潴留）、痛等症状，急性炎症也是机体的非特异防御（图 4-17）。T 细胞只针对特定抗原才作出反应，虽然首次行动迟缓，但是当再次接触病菌，其反应强度和效率远远超过巨噬细胞，属于特异性免疫。在对抗病原入侵过程中巨噬细胞和 T 细胞是协同作战的。

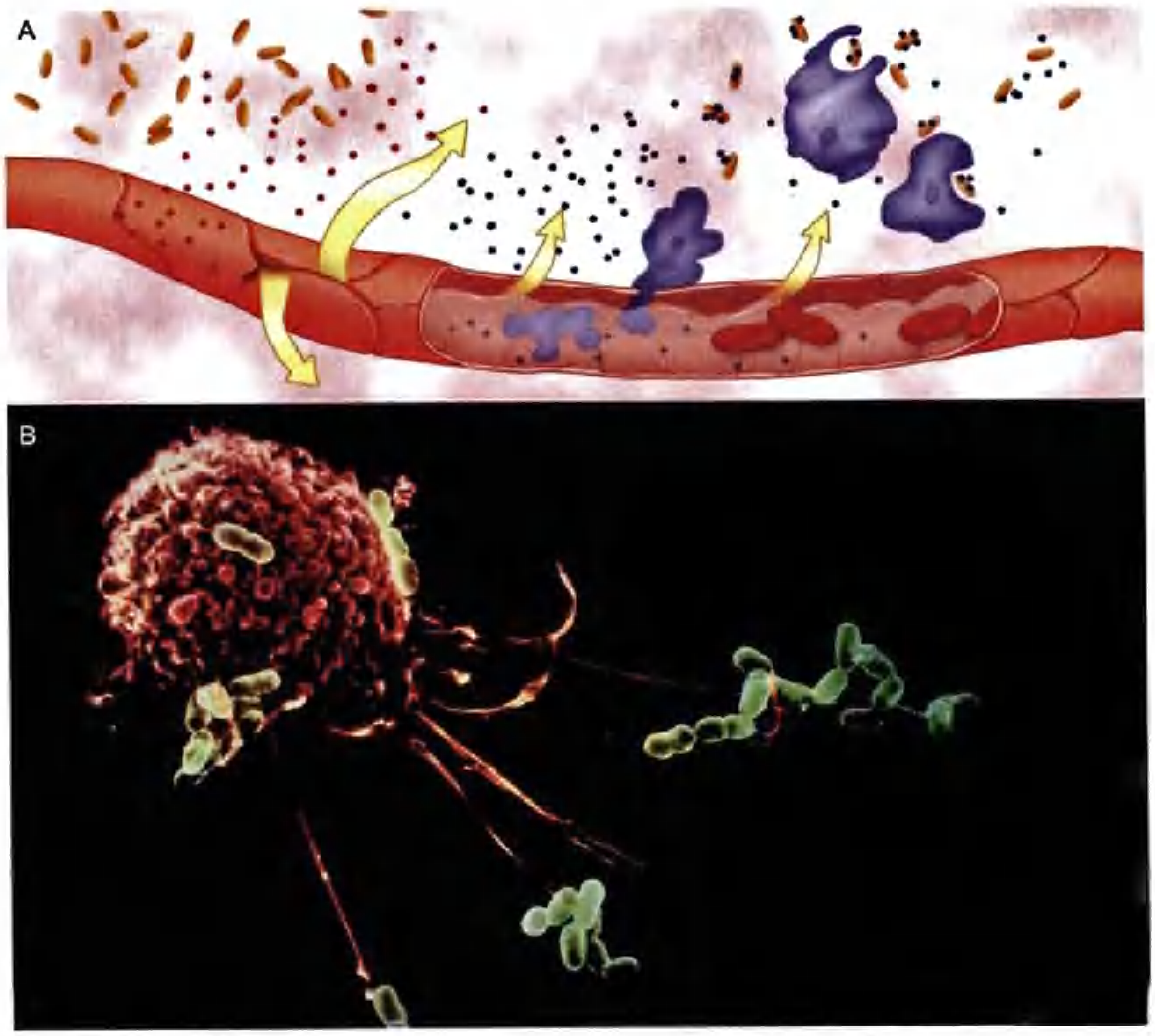


图 4-17 非特异防御（A）和巨噬细胞（B） A. 细菌侵入，诱导局部组织发生改变，使该区域血流增加，小血管通透性增加。含有血浆蛋白的血浆和巨噬细胞离开血液进入组织。入侵细菌被杀死，组织被修复。B. 巨噬细胞攻击入侵细菌电镜图。

3. 细胞免疫和体液免疫

免疫反应的主体包括细胞和分子。由细胞介导的免疫称为细胞免疫（cellular immunity），具体说就是T细胞受抗原刺激后经历一个免疫应答的过程：活化、分化、增殖并转化为各种“战斗型”T细胞，即致敏淋巴细胞。由抗体参与的免疫称为体液免疫（humoral immunity）；B细胞在异种抗原刺激下活化成为浆细胞，产生和分泌抗体，抗体存在于血液、淋巴液等体液中。

二、免疫系统和免疫细胞

1. 免疫系统

免疫系统是在生物种系发生和发展过程中逐步进化而建立起来的。无脊椎动物只有吞噬作用（phagocytosis）和炎症反应（inflammation），到了脊椎动物才开始有淋巴细胞的特异免疫反应，鸟类有了法氏囊，开始出现特异性抗体，到哺乳动物才逐渐产生较多种类的免疫球蛋白，到人类和其他高等动物才发展成完善的免疫系统。骨髓、胸腺、脾和分布全身的淋巴结及淋巴管，还有其中的各种免疫细胞，构成人体免疫系统（图4-18）。

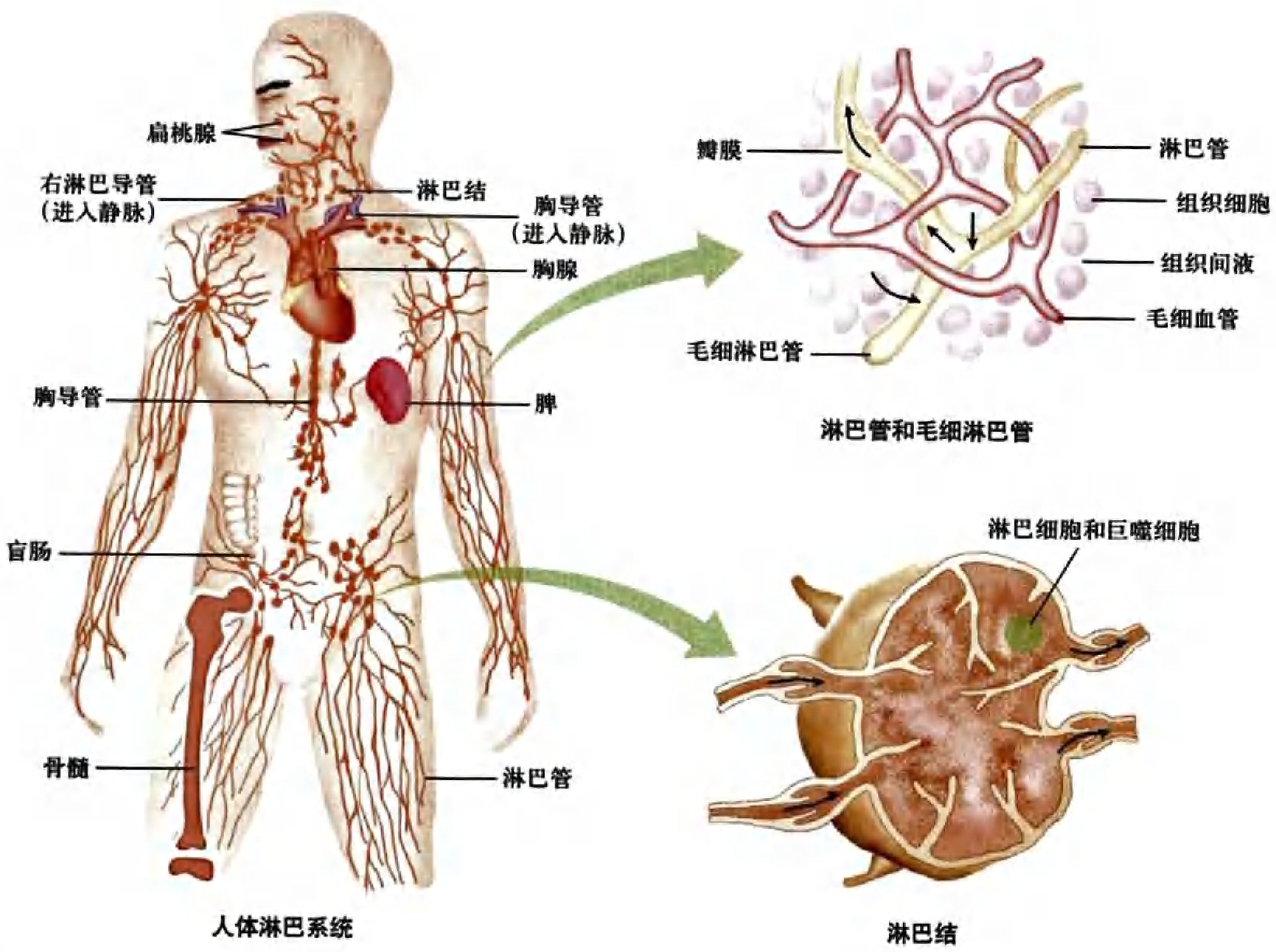


图4-18 人体免疫系统

2. 免疫细胞和抗体

免疫细胞包括单核吞噬细胞、淋巴细胞和其他白细胞。

（1）B 细胞和 T 细胞

免疫功能来自淋巴细胞。存在于脊椎动物体液和组织中的淋巴细胞主要有两类——B 细胞和 T 细胞，它们是免疫系统的主体，负责识别抗原和产生免疫应答。淋巴细胞可随血液和淋巴流动，转移到淋巴结、脾、扁桃体和阑尾中。

B 细胞产生抗体，是体液免疫细胞，T 细胞不产生抗体，是细胞免疫细胞。B 细胞的寿命很短，只有几天或 1 ～ 2 周，T 细胞可以存活几年甚至 10 年以上。B 细胞可以集中在集合淋巴结和脾等淋巴器官中，T 细胞则主要分布在体液中，例如，血液和淋巴中的淋巴细胞 80% 都是 T 细胞 。

T 细胞有 3 类，即胞毒 T 细胞（T_C-cell）、助 T 细胞（T_H-cell）和抑 T 细胞（T_S-cell）。胞毒 T 细胞有杀伤力，能分泌细胞毒素使靶细胞溶解死亡。助 T 细胞能帮助所有免疫细胞，提高它们的作战力。抑 T 细胞则抑制其他免疫细胞的活动。不同的 T 细胞表面有自己独特的受体，可以与不同的抗原结合。

（2）抗体

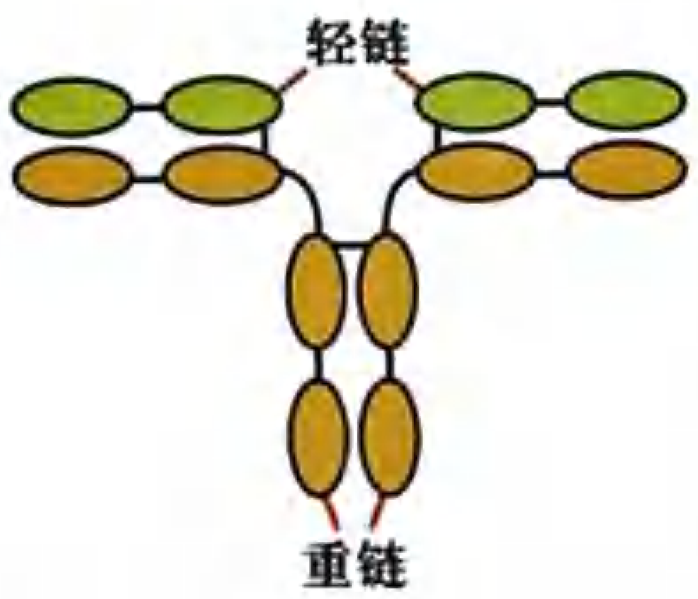


图4-19 抗体结构示意图

抗体（antibody）也称为免疫球蛋白，是存在于血液、淋巴液等体液中和存在于 B 细胞表面的特殊蛋白质。人血浆总蛋白的 20% 都是免疫球蛋白。免疫球蛋白呈 Y 型结构（图 4-19），由两条轻链和两条重链组成，分为可变区和恒定区；可变区位于分子的“Y”的两臂末端，它们互相配合形成了抗体的抗原结合部位，“Y”的其余部分则为恒定区。哺乳动物的抗体大体上分为 5 类：IgA、IgD、IgE、IgM 和 IgG，其中 IgG 最丰富。每一种抗体都有自己独特的结合抗原的结构，抗体的特异性取决于结合部位的特殊结构和形状。人体约有 10^9 种可变区结构各异的抗体，足以应付几乎所有不同结构的入侵抗原。

抗体和抗原结合后可启动 3 类反应，都归结于消灭入侵之敌：① 沉淀和凝集，抗原与抗体形成的沉淀或凝集的细胞团可被体液中的巨噬细胞吞噬清除。② 补体反应，补体是存在于体液中的一类蛋白质，抗原 - 抗体反应引起一系列补体陆续激活，最后产生破膜复合体，使细菌的细胞膜破坏，杀死细菌。③ 激活杀伤细胞，杀伤细胞包括 K 细胞、巨噬细胞、中性粒细胞和嗜酸性粒细胞等。抗原 - 抗体复合物使杀伤细胞激活，进而杀伤或吞噬病原物。

三、免疫应答

免疫活性细胞因识别并结合抗原而活化、分化、增殖、转化，最终产生各种免疫反应，这个过程称为免疫应答。免疫应答是多成分参与和控制的复杂的细胞反应。

1. 抗原和半抗原

抗原（antigen）是指任何能刺激机体的免疫系统使之产生抗体或致敏细胞的物质；也就是说，抗原是能与抗体结合或者淋巴细胞表面受体结合，进而引起免疫反应的物质。抗原识别与结合免疫活性细胞，这是抗原的抗原性；抗原能够刺激机体，使之敏感化或产生抗体，这就是抗原的免疫原性。免疫原性要求抗原具备下列特征：① 异源性，即抗原与机体的组织细胞和体液成分有差别。有差别，

· 热点浅说 ·

骨髓的造血功能

骨髓是造血器官，其中含有造血多能干细胞，具有强大分化潜力，能分化和发育成为红细胞、粒细胞、单核细胞、巨核细胞（裂解成为血小板）以及淋巴细胞等多种血细胞。造血干细胞的一部分先分化为淋巴母细胞，淋巴母细胞的一部分循血流进入胸腺，在那里分化为 T 细胞，淋巴母细胞留驻骨髓的部分则分化为 B 细胞。有关骨髓和胸腺在淋巴细胞发生中的作用可由如下实验证明。如果去除小鼠胸腺，小鼠可失去全部免疫功能。此时若给小鼠输入来自胸腺的淋巴细胞，细胞免疫功能可以恢复，但不能产生抗体。如果不输入来自胸腺的淋巴细胞，而给予来自骨髓的淋巴细胞，去胸腺小鼠的细胞免疫不能恢复，但是能产生抗体。这就说明 T 淋巴细胞经由胸腺而产生，B 淋巴细胞经由骨髓而产生。胸腺是哺乳动物非常重要的免疫器官，位于人体胸腔前纵隔的上部，分左右两叶。胸腺随年龄增长，青春期达到高峰，以后逐渐退化萎缩。胸腺对机体免疫功能的建立或重建，有极其重要的功能，它像是免疫功能的器官之母，终身执行和监督全身淋巴系统的防御功能。胸腺又是 T 细胞的成熟场所。骨髓既是 T 细胞和 B 细胞的发源地，也是 B 细胞的成熟场所。骨髓能使破坏了的淋巴细胞的功能得到重建和恢复。例如，用 X 线照射动物，可见其胸腺、淋巴组织和骨髓的小淋巴细胞显著减少，抗体产生受抑制。如给这种动物输入骨髓，可恢复其免疫力。严重的 T 细胞和 B 细胞缺陷患者，可作骨髓移植治疗。但是骨髓中有少量的成熟的 T 细胞，往往引起骨髓移植后出现移植物抗宿主反应。

抗原才能被机体视为异物，视为刺激。② 高相对分子质量，抗原必须有较高的相对分子质量，抗原的相对分子质量多在 10 000 以上。③ 化学复杂性，抗原分子中起关键作用的化学组成与结构，称为抗原决定簇。多糖和蛋白质因满足高相对分子质量和化学复杂性两个条件，具有较强的免疫原性。抗原性与免疫原性兼备，才能刺激机体产生与该抗原特异结合的抗体或淋巴细胞。

某些相对分子质量较小的化合物或化学基团，虽有一定的结构复杂性，但是，不足以刺激抗体产生，这是因为缺乏免疫原性，这样的物质通常被称为半抗原。如果将半抗原连到相对分子质量较大的多聚赖氨酸上去，整个分子就成为一个有免疫原性的物质；注入兔子体内，可以引致免疫反应；所产生的抗体，专一结合结构较为复杂的化合物或化学基团部位。

2. 主要组织相容性复合体

机体如何区分内外和敌我？一个简单的方法，就是让自身细胞表面携带有相同的标志。带有相同标志的细胞能共处于一个细胞社会，不会互相排斥。主要组织相容性复合体（major histocompatibility complex，MHC）等就是存在于脊椎动物细胞表面的自我识别标志。

4-23 主要组织相容性复合体（MHC）的发现

MHC 分子控制免疫细胞之间的相互作用。例如，MHC 能决定 T 细胞的行为，是进攻还是无所作为。T 细胞并不识别游离的抗原，而只识别与 MHC 分子结合的蛋白质抗原，MHC 分子的一个重要功能就是选择性结合蛋白质抗原，并把它呈递给 T 细胞。因此，

MHC 分子在不同类型的细胞表面上的表达对于 T 细胞能否与所呈递的抗原作用就至关重要。

3. 抗原呈递过程

在 MHC 帮助下实现的抗原呈递过程包含着抗原信息识别过程。抗原呈递过程体现了在免疫应答中，不同类型免疫细胞之间的协同配合。可以按如下两种途径作简要表述（图 4–20）。

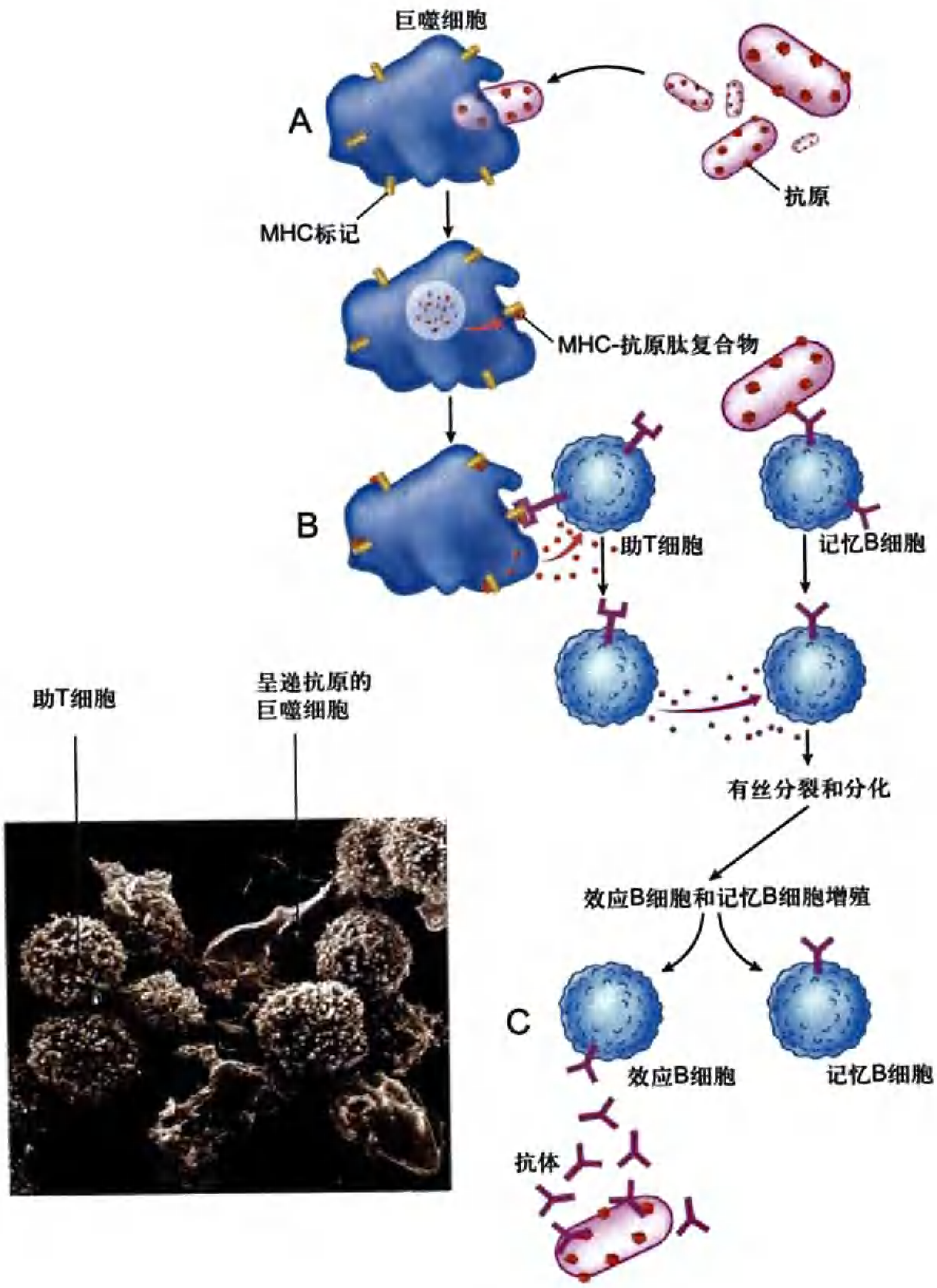


图4–20　MHC控制的抗原信息识别与B淋巴细胞免疫激活　A. 巨噬细胞吞噬并消化了抗原。然后将抗原裂解为肽段，抗原肽段结合到MHC上。巨噬细胞作为抗原呈递细胞。将加工了的MHC－抗原肽复合物展示在它的表面。B. T细胞上的受体识别并结合MHC－抗原肽复合物；其结果一方面刺激巨噬细胞分泌白介素1（红色点），白介素1刺激助T细胞分泌其他白介素（紫色点）；另一方面刺激激活了静息B细胞和记忆B细胞，它们分裂并分化为大量的效应细胞和记忆细胞。C. 效应B细胞分泌大量抗体，用以攻击入侵细菌。

① 病原物（例如病毒粒子）进入体细胞（例如内皮细胞），受感染细胞的 MHC（Ⅰ型）分子将抗原肽呈递到细胞表面，在 T 细胞表面蛋白质（CD8）帮助下，胞毒 T 细胞（T_C）的受体与受感染细胞的 MHC- 抗原肽结合。T 细胞破坏受感染细胞。

② 病原物表面的抗原，或游离的抗原与抗体（IgE F_C 受体）结合，被巨噬细胞吞噬并分解成抗原肽，巨噬细胞的 MHC（Ⅱ型）呈递抗原肽，在 T 细胞表面蛋白质（CD4）帮助下，助 T 细胞（T_H）的受体与巨噬细胞的 MHC- 抗原肽结合。结合了抗原的 T 细胞随即进入活化、增殖和记忆阶段。

4. 淋巴细胞的活化

淋巴细胞受体结合抗原引起的淋巴细胞活化，本质上是一个细胞信号转导过程，包括酪氨酸蛋白激酶等一系列酶的级联活化，产生三磷酸肌醇、二酰甘油、钙离子等细胞内信使，还有转录因子活化、启动基因转录等。T 细胞的活化过程可以持续 2 ～ 3 周，涉及 100 多个基因的表达。下面以 B 细胞产生抗体的过程为例较为详细地说明淋巴细胞的活化。

每一种 B 细胞的表面只有一种主要受体，因而只识别一种抗原。免疫系统能应对结构各异的千万种抗原，正是因为具有千万种不同结构的细胞表面受体的 B 细胞和千万种不同结构的分泌到胞外的抗体。

遇到互补的抗原，B 细胞表面的受体分子就和抗原的抗原决定簇结合，在连续接受了带有互补抗原决定簇的抗原信息之后，B 细胞就活化长大，并迅速分裂为一群细胞。这些细胞继续分化，一部分成为比淋巴细胞略大，含有丰富糙面内质网的细胞，称为浆细胞，另一部分发展为记忆细胞。浆细胞每秒钟能产生 2 000 个抗体，它的寿命很短，工作几天后就死去。记忆细胞的特点是寿命长，对抗原非常敏感，能记住入侵的抗原。如果同样的抗原第二次入侵，记忆细胞很快地作出反应，分裂产生新的浆细胞和新的记忆细胞。这就是二次免疫反应。二次反应不但比初次反应快，也比初次反应强，能在抗原侵入尚未为患之前就把它们消灭掉。所以成年人比幼儿少患疾病。有些抗原诱发的记忆细胞能对此抗原记忆终生，因而动物或人对这种抗原有了终生免疫的能力。

根据以上描述，可以得知，免疫应答具有如下特征：① 特异性。② 多样性。③ 记忆。

四、免疫学的实际应用

1. 免疫接种和免疫治疗

给人体接种经过减毒或灭活的抗原（即疫苗），人体内就会产生针对抗原的抗体。免疫接种用于预防传染病称为主动免疫，已有近 200 年的历史。

另外，有很多疾病可用注射抗体的方法来治疗，称为被动免疫。假如不小心被狗咬伤，最好的处理办法就是注射抗狂犬病毒抗血清，它是用弱毒化的狂犬病毒做抗原，免疫羊、马等大型哺乳动物后从这些动物中制得的。抗血清中含有针对狂犬病毒的抗体。被动免疫比主动免疫快，但是只能在短期内有作用。因为自身免疫系统会很快识别它们，把它们清除掉。

2. 单克隆抗体技术

单克隆抗体技术的基本原理是将能产生某种抗体的 B 淋巴细胞和能无限繁殖的骨髓瘤细胞融合，获得的杂交瘤细胞既能繁殖，也能分泌特殊的抗体。

4-24 单克隆抗体技术

· 热点浅说 ·

克隆选择学说

长期以来，人们试图解释，为什么人体对成千上万种抗原都能给出特异的免疫反应？从推理上讲，有两种可能的解释。一种解释是，每一种新抗原进入身体后，迫使身体针对其特殊结构，“打造”出专一的抗体，或免疫T细胞表面专一的受体，为“下一次”遭遇时的特异的免疫反应做准备。另一种解释是，身体内原本有成千上万种不同结构的受体，存在于成千上万种B细胞和T细胞表面，每一种新抗原进入身体后，只是“挑”出其中与其匹配（可以形成专一结合）的一种，使得带有这种受体的B细胞和T细胞增殖（细胞的无性增殖称为克隆），这就是克隆选择学说（图1）。克隆选择学说得到许多实验的支持，为大多数免疫研究者所认同。正文中关于“淋巴细胞的活化”的叙述，实际上就是循着克隆选择学说的观点。

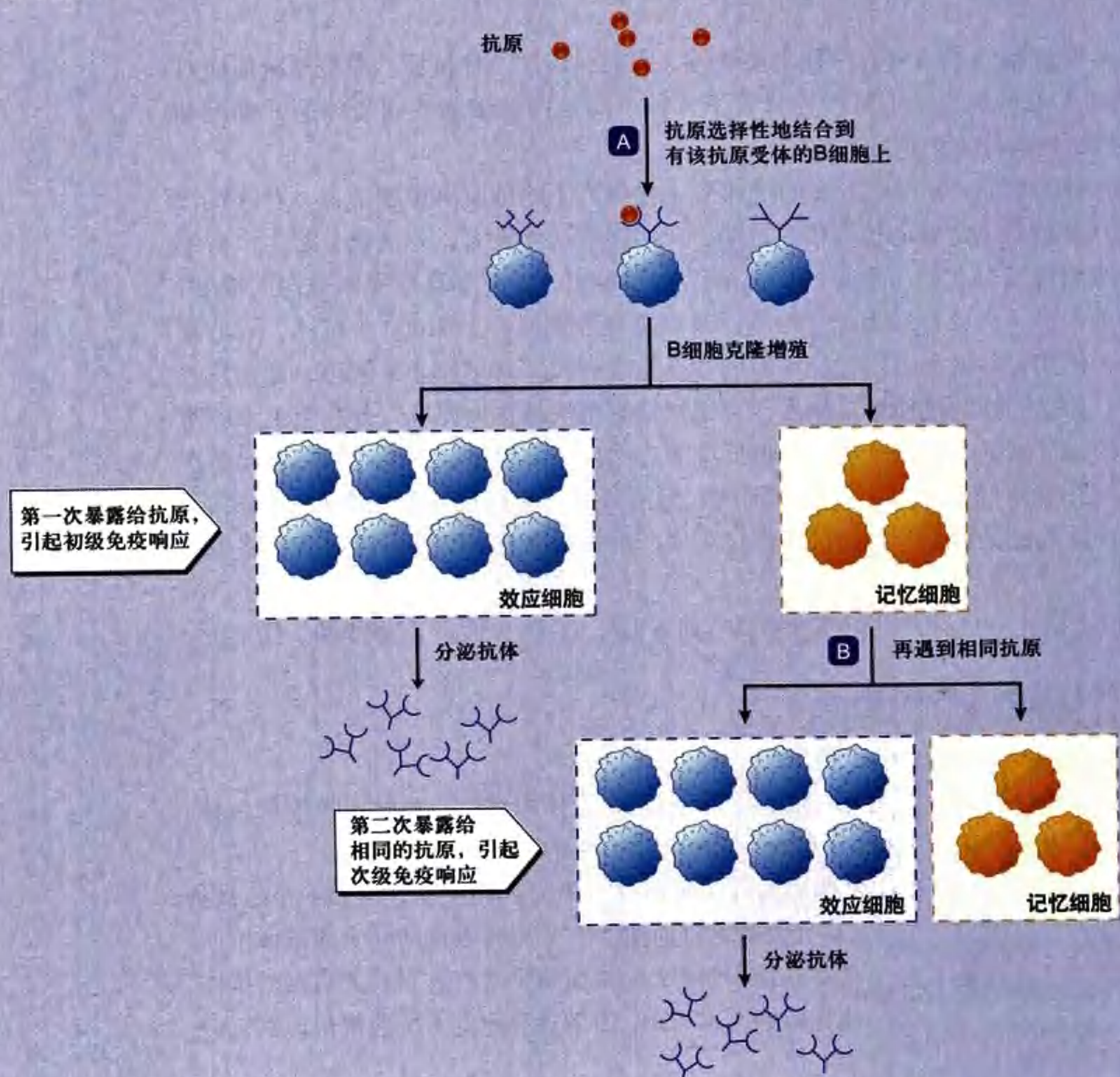


图1　免疫细胞的克隆选择学说　A.克隆选择。只有抗原选择的B细胞（和T细胞）才能活化并发展成一群相同的具有免疫活性的细胞。B.免疫记忆。并非所有B细胞和T细胞都用于针对某个抗原初级免疫响应。许多细胞作为记忆细胞持久保留，它们在二次免疫响应中得到活化。

· 热点浅说 ·

对免疫接种安全性的担忧

越来越多的疫苗被研制出来，孩子的负担似乎也越来越重。20 年前，儿童一般接种 7 种疫苗，两岁内接种 5 次，现在每个孩子要接种 11 种疫苗，两岁前要接种 20 次。家长们会想，孩子脆弱的生命能经受得了这么多的刺激吗？它们会不会危及婴儿的免疫系统的安全？

2001 年在英国发生一场接种 MMR 疫苗风波，起因于部分人认为接种 MMR 疫苗（麻疹－腮腺炎－风疹）会使儿童患儿童孤独症和肠胃病，因此一些地区接种率下降，导致麻疹病抬头。2002 年 1 月出版的美国《儿科学》杂志登载了费城儿童医院几位儿科医生的文章，力图消除人们的担心。文章指出，从理论上讲，婴儿的免疫系统可以同时对 1 万种疫苗作出反应。即使同时接种 11 种，也只及免疫系统反应能力的 0.01%。婴儿一出生已经就具有对细菌、病毒和疫苗的反应能力，婴儿体内有数以亿计的免疫细胞，可以对数百万种微生物做出反应。比如对肠壁上的细菌做出反应后，就能阻止肠壁细菌进入血液。今天接种的疫苗的纯度也远远高于过去，过去牛痘一种疫苗含有的刺激性抗原可达 200 种，今天 11种 疫苗加到一起，也不过含有刺激性抗原 130 种。因此，对免疫接种安全性的担忧没有根据。

3. 器官移植和免疫排斥

器官移植是拯救危重患者的重要医学技术。在器官移植治疗中，本身免疫系统同样会进攻“外来的”移植器官，称为免疫排斥（immune rejection）。避免免疫排斥是器官移植取得成功的重要环节。解决这个问题的途径包括：① 选择合适的供体器官，并降低供体器官的免疫原性；输血前，对血型的选配十分重要。② 对接受者作免疫抑制治疗，已经找到多种有免疫抑制功效的药物，用于器官移植。

4-25 器官移植和免疫排斥

4. 免疫缺陷综合征（AIDS）—— 艾滋病

艾滋病是由人免疫缺陷病毒（HIV 病毒）引起的传染性疾病。HIV 病毒（图 4–21）以人 T 细胞为靶子，破坏了人的免疫系统，所以在 HIV 病毒侵入后，人体完全失去了免疫能力，正因为这个缘故，艾滋病成为迄今为止最难对付的疾病。

4-26 艾滋病概况

美籍华裔科学家、艾滋病专家何大一发明的混合疗法也称为鸡尾酒法，它要求每天按照严格的时间，按照不同的剂量，连续服用几种药物。鸡尾酒法已被证明有效。它显著地延长了患者的存活期限。但是，鸡尾酒法的医药费用很高。人们还是希望找到更为有效而又廉价的药物，希望设计出一种疫苗能阻止 HIV 病毒接近 T 细胞。

经过不懈努力，科学家已经对 HIV 病毒入侵 T 细胞的过程有了更深入的了解。从 HIV 病毒进攻 T 细胞的 X 衍射成像照片可以看出，HIV 病毒表面散布着许多探头。探头揪住 T 细胞表面的一个位点，然后改变形状，露出原先隐藏的抓钩，抓住 T 细胞的第二个位点。由

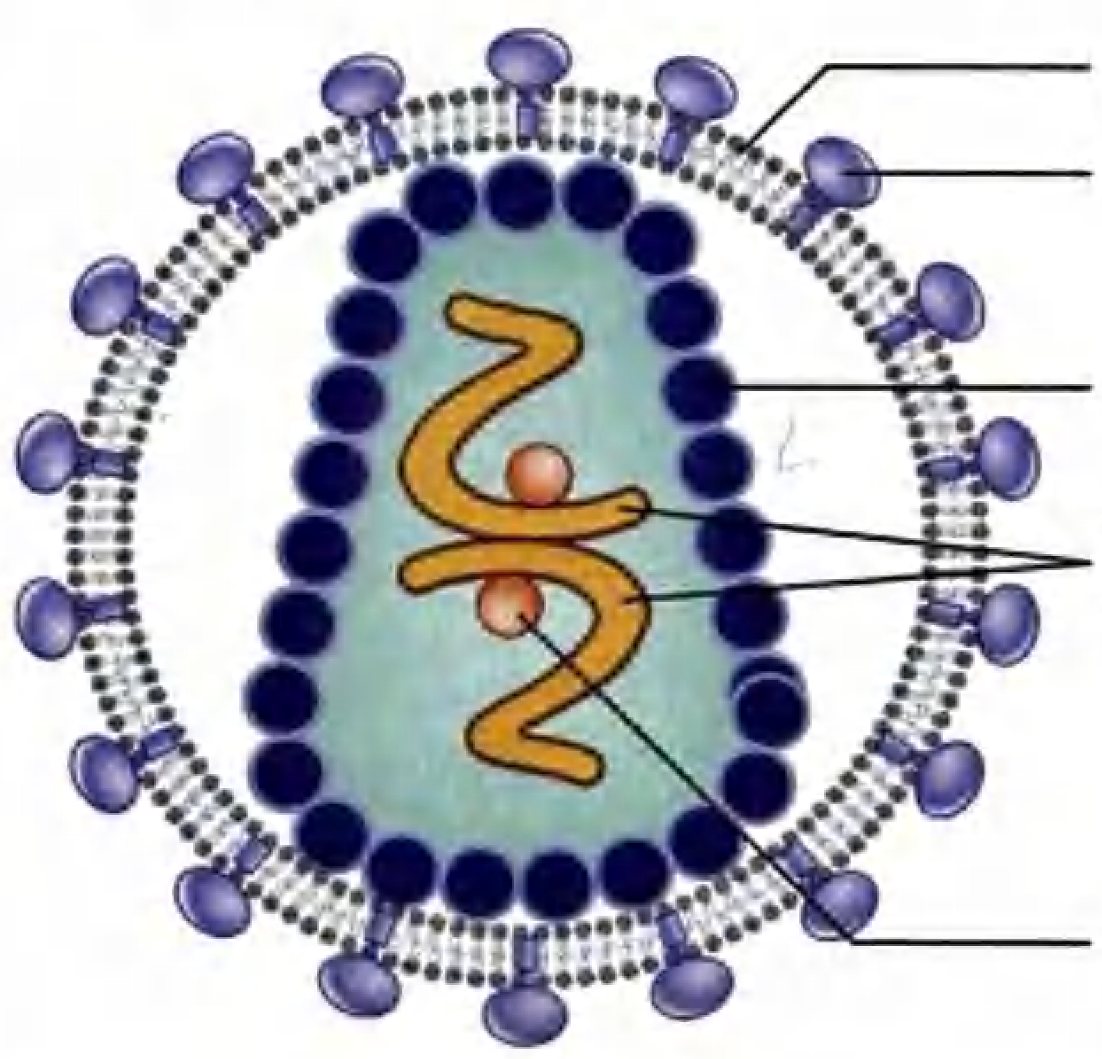


图4–21 HIV病毒

于这种抓钩在最后一刻来临前是隐藏着的，因此人体免疫系统多半无法发现它。这些照片还表明，导致 HIV 病毒躲避免疫检测的另一个原因是，早期探头的表面本身被糖分子包围着，使免疫系统不易识别它们。这些 X 衍射成像照片向人们展示了 HIV 病毒探头与目标相互作用时，HIV 病毒探头的目标是 T 细胞表面伸出的两个酷似天线的凸出物：CD4 受体和趋化因子受体。HIV 病毒首先揪住 CD4 受体，然后抓钩抓住趋化因子受体，此时抓钩已经稳居于目标上方，使免疫系统没有足够的时间或空间作出反应。这样一批较为详细的信息，将有助于设计出一种更为有效的疫苗和药物。

作为 RNA 病毒的 HIV 病毒，比 DNA 病毒更为变异频繁，也为治疗艾滋病带来许多困难。因为 RNA 合成时没有什么纠错系统，进行 RNA 复制时，总免不了出些错误，有时错误让病毒丧失了致病力，但也有可能，它的比 DNA 病毒更快的变异速度会使它变得更有危险性或者逃脱人类的新一轮阻截。

5. 免疫诊断和免疫分析技术

抗原和抗体间的结合，具很强的特异性。这种特异性常被用于疾病诊断。例如，从患者血样中是否能检出针对某种病原物抗原的抗体，是被用来诊断该患者是否感染这种病原物的常用重要指标。

抗原－抗体特异性结合，还更为广泛地运用于分子生物学研究中，构成生物大分子分离纯化技术的重要内容。例如，亲和层析法，将要分离纯化的目的蛋白，注射给兔子，获得专一结合目的蛋白的抗体。将抗体固定在载体上，做成层析柱，可以从含量甚低的混合样品中，分离获得纯度很高的目的蛋白。又如，酶联免疫吸附法（ELISA），已广泛用于检测微量的目的蛋白，专一性强，灵敏度高，少到 10^{-9}g 蛋白质也可被测出来。

第六节 神经系统、激素系统和免疫系统的协同作用

4-27 猫的应激反应

神经系统、激素系统和免疫系统之间的相互联系十分密切，神经内分泌学和神经免疫学的发展就反映了人类对这些现象的关注。对神经系统和内分泌系统的紧密关系认识较早。在动物的某些机能活动，如动物的应激反应中，两个系统密切配合的一些细节已被阐明。

从目前研究结果看，三大系统间的联系可以体现在以下几方面：

① 一种细胞或组织兼有多种功能　例如，已经证明许多神经元能分泌激素，下丘脑又可以看做是最高级的内分泌器官。中枢神经组织和周围神经组织中，都可以合成或代谢甾体。与对其他组织的作用不同，甾体激素可以快速影响神经系统的兴奋性，从而影响机体的应激反应、情绪、行为、性格、学习与记忆等，也能调节心血管作用和食欲等。以往认为脑仅具有很低的免疫活性。近期许多研究证明，脑也是免疫器官，在免疫中起作用的许多细胞因子及其受体，均存在于中枢神经系统中，并发现它们对中枢神经系统中某些神经元和胶质细胞的生长分化及生理功能具有调控作用。

② 一些信号分子既是激素，也是神经递质或是免疫调节分子　例如，一种重要的神经递质 5－羟色胺（5-HT），已知是睡眠调节中最重要的物质，给予 5－羟色胺前体，可以延长睡眠。现在证明 5－羟色胺也是免疫调节剂，它可以直接作用于 T 细胞和 B 细胞。

5－羟色胺不足，不仅可以引起精神忧郁、焦虑、惊恐和强迫等症状，也使受感染的实验动物的恢复过程延长。

③ 三个系统彼此间存在作用和反作用（图 4-22） 神经系统的活动支配或影响着激素的分泌和免疫功能，反过来，激素和由免疫细胞产生的免疫调节物质也能作用于神经元。神经元的缺氧、缺血、退化、变性都可能与免疫因子所造成的免疫病理反应有关。例如，由巨噬细胞或T细胞分泌的肿瘤坏死因子TNF是一种重要的细胞因子，它们参与免疫调节，并可能通过促进5－羟色胺合成而促进睡眠。睡眠是机体生长发育的重要生理过程，对体力、精力的恢复，增强机体的抵抗力是极其重要的，免疫系统对睡眠的作用是神经免疫调节网络的重要内容，虽然对睡眠的复杂而精细的调节机制尚未完全阐明。但目前已经表明，至少存在一条调节通路，即免疫功能改变—TNF—5-HT—睡眠。睡眠过程和免疫功能可以彼此影响，人及动物在睡眠过程中，免疫功能出现规律性变化，剥夺睡眠或睡眠之后的睡眠恢复过程，伴随着免疫功能的改变。

总之，生物体的整体性依赖于神经系统、激素系统和免疫系统的协同作用。

4-28 中国古代养生

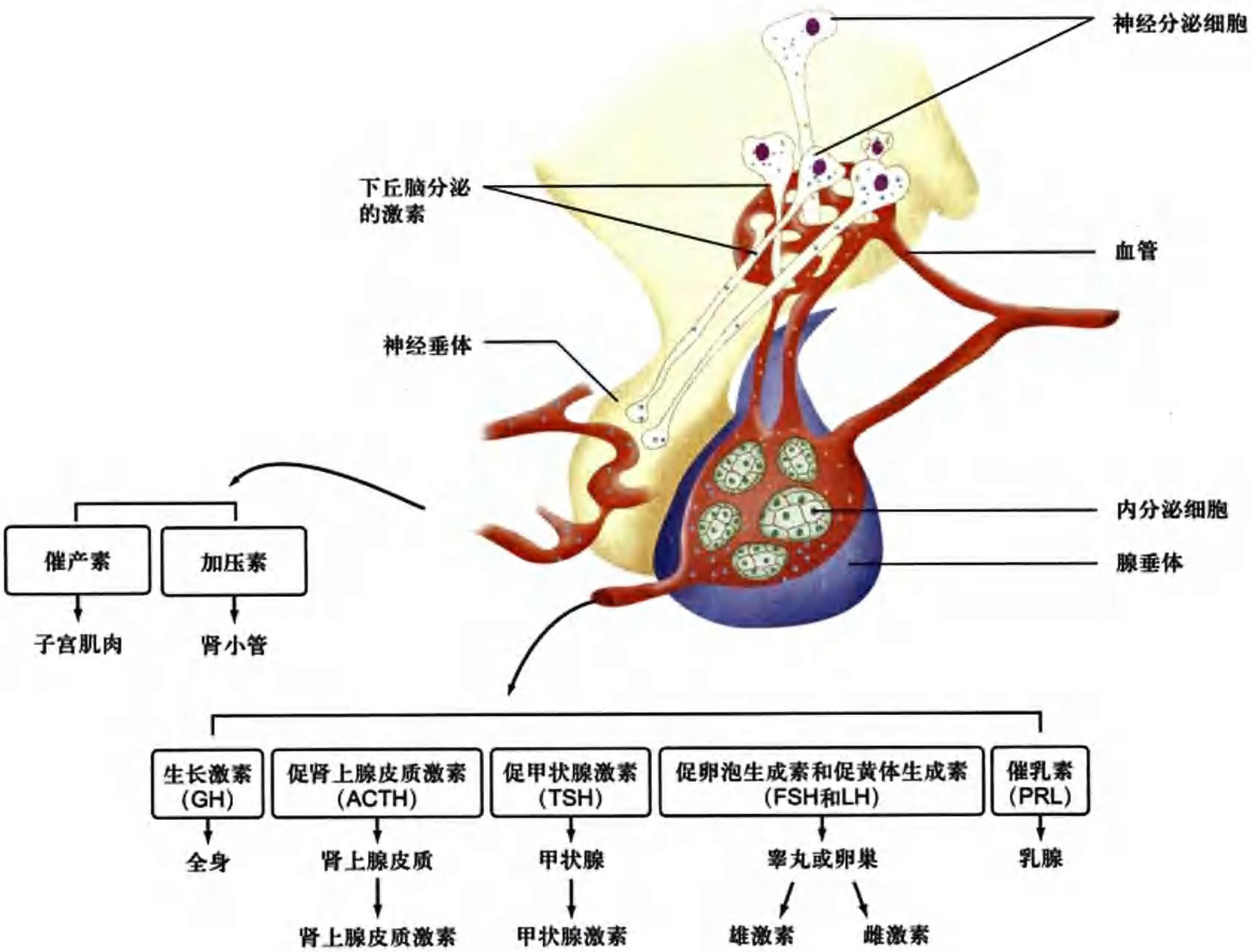


图4-22 神经系统和激素系统的相互调节

思考题

1. 多细胞生物如何进行细胞间通讯？细胞通讯的意义是什么？
2. 你认为可以从什么方面寻找证据来推断某一类细胞以何种方式通讯？
3. 神经元以什么方式传递信息？
4. 内分泌细胞以什么方式传递信息？
5. 多细胞动物的整体调节功能是由哪些系统负责的？
6. 从离子和电荷角度说明什么是静息电位，神经元如何维持其静息电位？
7. 解释什么是动作电位，它如何沿神经元传导？
8. 脊椎动物的中枢神经系统由哪些部分组成？
9. 人类大脑皮质的结构大致是什么样的？
10. 对大脑皮质的功能定位是如何获得的？
11. 大脑皮质的体觉映射图与所代表的躯体部位的比例并不相称，这反映了什么？
12. 大脑皮质的更大区域是非对映区，这些区域称为什么？它们可能有什么功能？
13. 举例说明什么是反射。
14. 损伤下丘脑会影响记忆吗？损伤小脑会影响什么记忆？
15. 在某些动物中观察到的学习模式是否存在于人类中？
16. 胰岛素分泌不足会引起机体什么症状？为什么？
17. 如果一个人甲状腺素分泌不足，分析病因时要考虑哪些因素？
18. 什么是抗原？
19. 哪类细胞产生抗体？为什么从血清中提取的抗体不是单一类型的（即多克隆抗体）？
20. 简述 T 细胞是如何识别抗原的。
21. 什么是主动免疫，被动免疫，自动免疫？
22. 为什么人们很少有可能有一套相同的主要组织相容性抗原？

推荐阅读材料

吴相钰．陈阅增普通生物学 [M]. 2 版．北京： 高等教育出版社，2005.

寿天德．神经生物学 [M]. 2 版．北京： 高等教育出版社，2006.

梅镇彤．学习和记忆的神经生物学 [M]. 上海： 上海科技教育出版社，1997.

刘建欣，郑昌学．现代免疫学——免疫的细胞和分子基础[M]. 北京：清华大学出版社，2002.

Purves D, Augustine G J, Fitzpatrick D, et al. Neuroscience[M]. 2nd ed. Sunderland: Sinauer Associates, Inc, 2001.

第五章 遗传与变异——生命特征的延续与发展

“种豆得豆，种瓜得瓜”反映了中国古代对生物遗传现象的朴素认识。人类对遗传规律的探索，大量地体现在农作物和家畜育种的实践活动中。可是，真正有理论意义的遗传学，公认从 19 世纪中叶孟德尔的研究工作开始。

孟德尔以来的 100 多年来，遗传学的发展，在研究方法、技术、策略上，变化也很大。起初，人们研究遗传学，通常从抓住某个性状表型开始，探究其基因控制，进而查明基因的 DNA 序列，弄清其表达的蛋白质产物，即从生物体的性状改变来认识基因，是谓正向遗传学（forward genetics）；随着分子遗传学的发展，又出现另一条程序相反的研究遗传学的策略路线，即反求遗传学（reverse genetics）（图 5-1），应用重组 DNA 技术，改变生物体的基因组结构，观察修饰后基因的表型效应，从而确定所改变的基因的功能。

5-1 遗传学发展的4个阶段

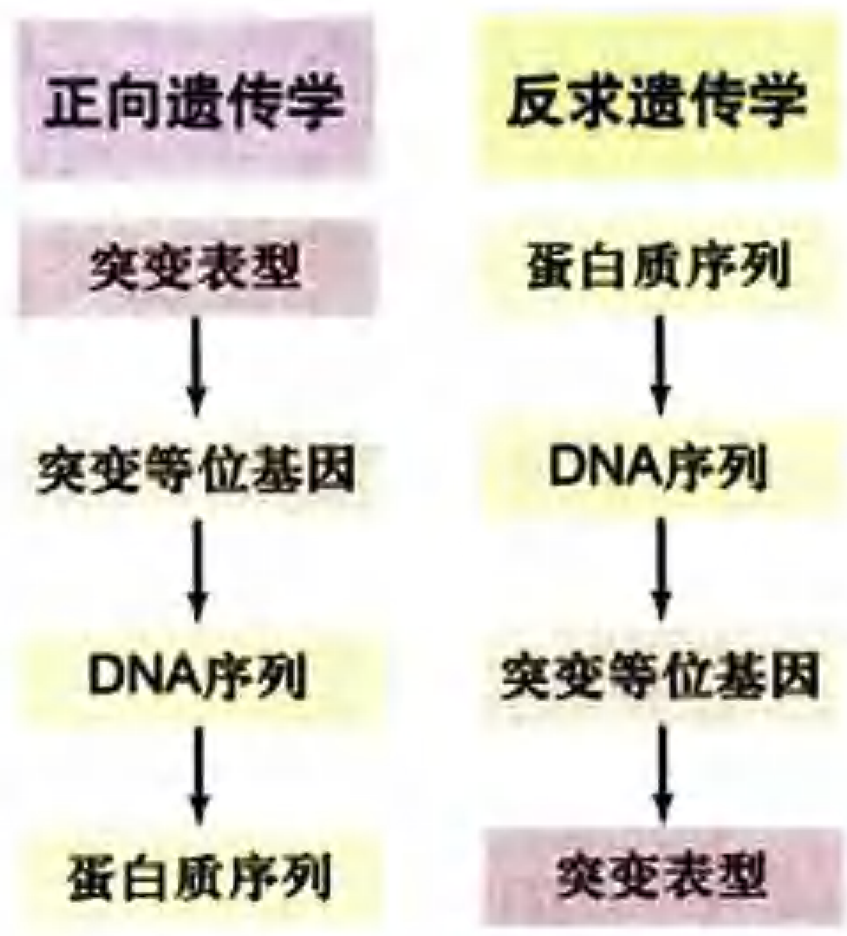


图5-1 正向遗传学和反求遗传学

第一节 生物体内掌控遗传的因子——基因

一、孟德尔学说奠定了遗传学的基础

1. 孟德尔的豌豆实验

19 世纪 50—60 年代，孟德尔用 8 年时间，采用 32 个豌豆品种，挑选了 7 对性状（图 5-2）；经严密设计和细心观察，运用数理统计和科学推论，反复精确验证，最终提出了 2 条定律，即分离定律（law of segregation）和自由组合定律（law of independent assortment），后人称为孟德尔定律（Mendel's law），或孟德尔学说。

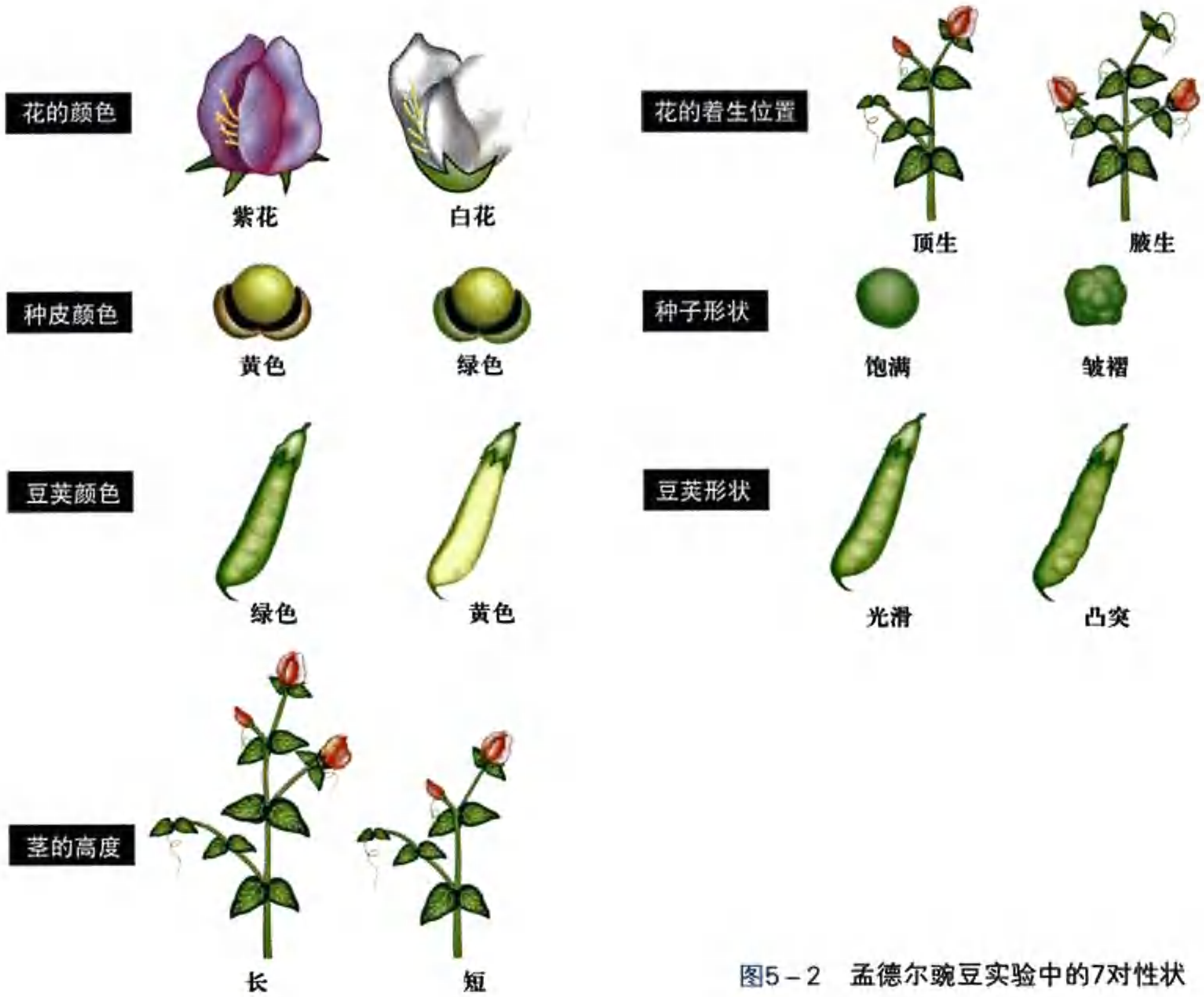


图5－2　孟德尔豌豆实验中的7对性状

2. 孟德尔定律的要点

两条孟德尔定律中包含着以下要点：

① 一对等位基因决定一种性状。

② 等位基因可有显性、隐性之分。当一对等位基因处于杂合状态时，表达的基因为显性，不能表达的基因为隐性。

③ 在配子形成时各对等位基因彼此分离，独立随机地组合到不同的生殖细胞中去。

5-2　豌豆两对性状分离比图解

④ 在杂交产生的第一代（F_1）中，其基因型全部为杂合，而呈现显性基因控制的性状，在 F_2 代中显、隐性的分离比为 3∶1。当考察 n 对基因时，n 对性状之分离比则为（3∶1）^{n}。例如，就两对性状（两对等位基因）而言，F_2 代中两对性状之分离比则为$(3:1)^2 = 9:3:3:1$。

3. 基因

最初，孟德尔推论生物的性状是由“遗传因子”控制的，1909 年丹麦人约翰逊（W. Johannsen）创用了“gene”（基因）一词代表遗传因子，并为大家接受，广泛应用。此时的基因还只是一个抽象的概念，一个假设的因子。

二、在染色体水平研究基因

1. 基因在染色体上

孟德尔提出遗传因子（基因）的概念，并确定其一系列特征，促使后来者去寻求

基因在哪里？基因究竟是什么？美国的萨顿（W. S. Sutton）和德国的博维里（T. Boveri）注意到减数分裂中，同源染色体的行为与等位基因的分离和自由组合存在着平行关系，于是，提出“基因存在于染色体上”的设想。

2. 伴性遗传和基因连锁

（1）伴性遗传

摩尔根把控制白眼性状的隐性基因 *w* 定位于果蝇的性染色体 X 染色体上。以后，又陆续确定许多基因是位于 X 染色体上的。位于 X 染色体上的基因，其所决定的性状在后代中的传递规律与性别相关联，统称为伴性遗传（sex-linked inheritance）。图 5-3 给出典型的 X 连锁隐性遗传病家族图谱。

5-3 各类伴性遗传

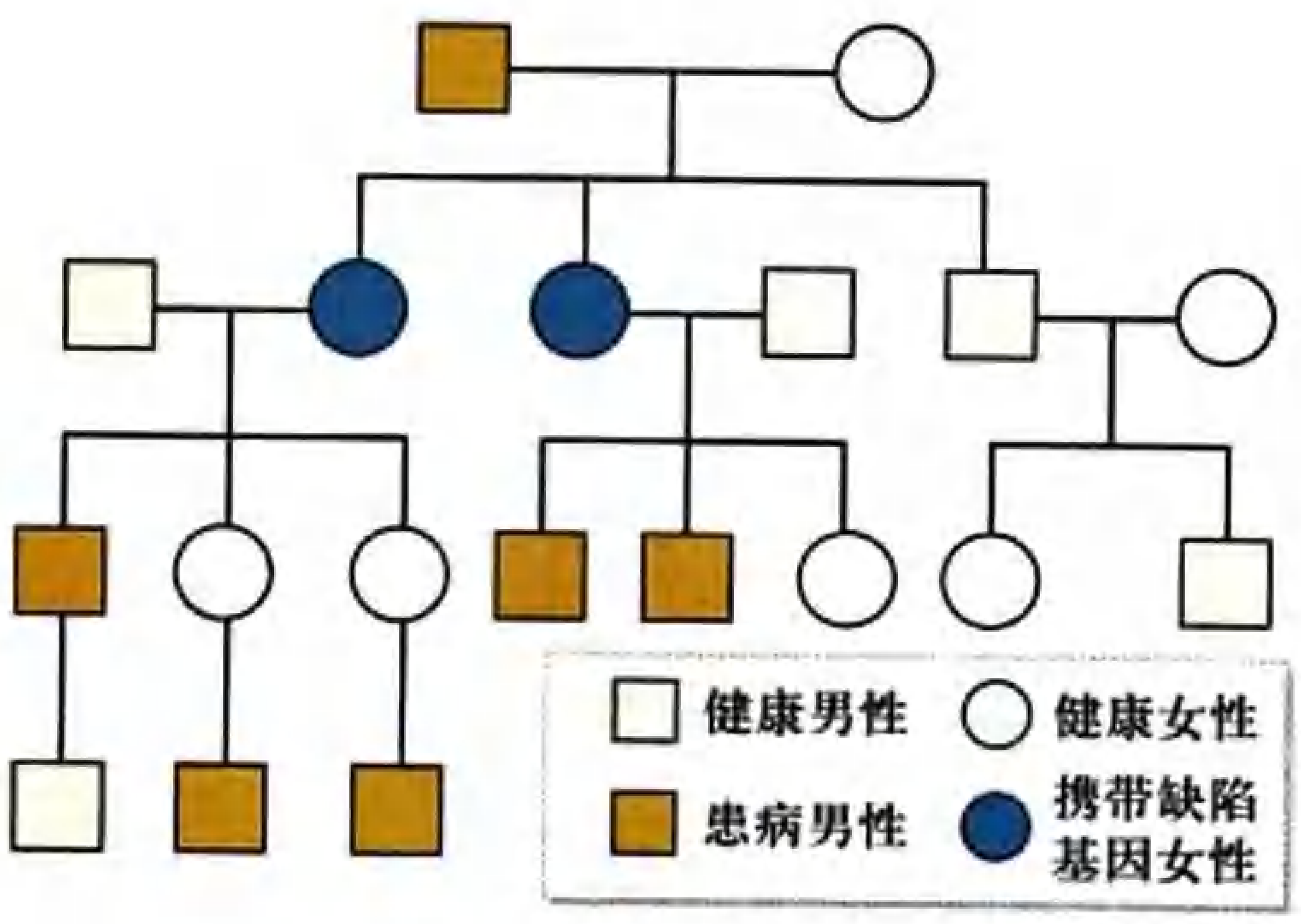


图5-3 典型的X连锁隐性遗传病家族图谱 隐性基因在伴性遗传中，其性状传递和呈现有以下特点：① 正交和反交的结果不同；② 隔代交叉遗传，即该基因由父亲传给女儿时，不呈现性状，再由女儿传给外孙，性状呈现出来；③ 若伴性遗传的隐性基因是致病基因，那么，患者中男性远多于女性。

由位于 X 染色体上的隐性基因所控制的人类遗传病，已发现 2 000 多种，其中，红绿色盲较为常见。我国的一次全国普查表明，该病在汉族男性中发病率达 4.89%，女性则为 0.7%；男性发病率明显高于女性。另一些 X 染色体上的隐性基因所控制的人类遗传病，如血友病、进行性肌营养不良、自毁容貌综合征等，则较罕见。

伴性遗传除了上述 X 连锁隐性遗传外，还有 X 连锁显性遗传和 Y 连锁遗传。除了人类以外，伴性遗传也可见于其他动物和植物。

（2）基因连锁

随着新发现的基因被定位在各条染色体上的数目越来越多，人们把位于同一条染色体上的基因群通常称为一个连锁群（linkage group）。

连锁群染色体数目：不同物种的连锁群的数目通常等于该物种的单倍体染色体数目（n）。例如，玉米有 10 对（$n = 10$）染色体，其连锁群数目亦为 10；链孢霉有 7 对（$n = 7$）染色体，其连锁群数目亦为 7。

基因重组和基因定位：如果位于一条染色体上的两个连锁的基因为 *AB*，而另一条同源染色体上的等位基因是 *ab* 时，和一个双隐性亲本（*ab*/*ab*）杂交，在后代中产生了一定比率（<50%）的重组类型的 *Ab* 和 *aB* 后代，那么表明 *A* 和 *B* 基因之间发生了交换和重组。由于交换是一种随机的事件，所以重组频率的大小可以表示基因间的距离。重组频率为 1% 作为一个图距单位（m.u.），即 1 厘摩（cM）。

在配子形成的减数分裂过程中，同源染色体配对后可能发生部分片段的交叉和交换，从而造成基因重组。一对同源染色体上，每两对等位基因之间的重组频率，可以通过试验测定和计算出来，重组频率提供了一对染色体上许多基因相互间接性分布定

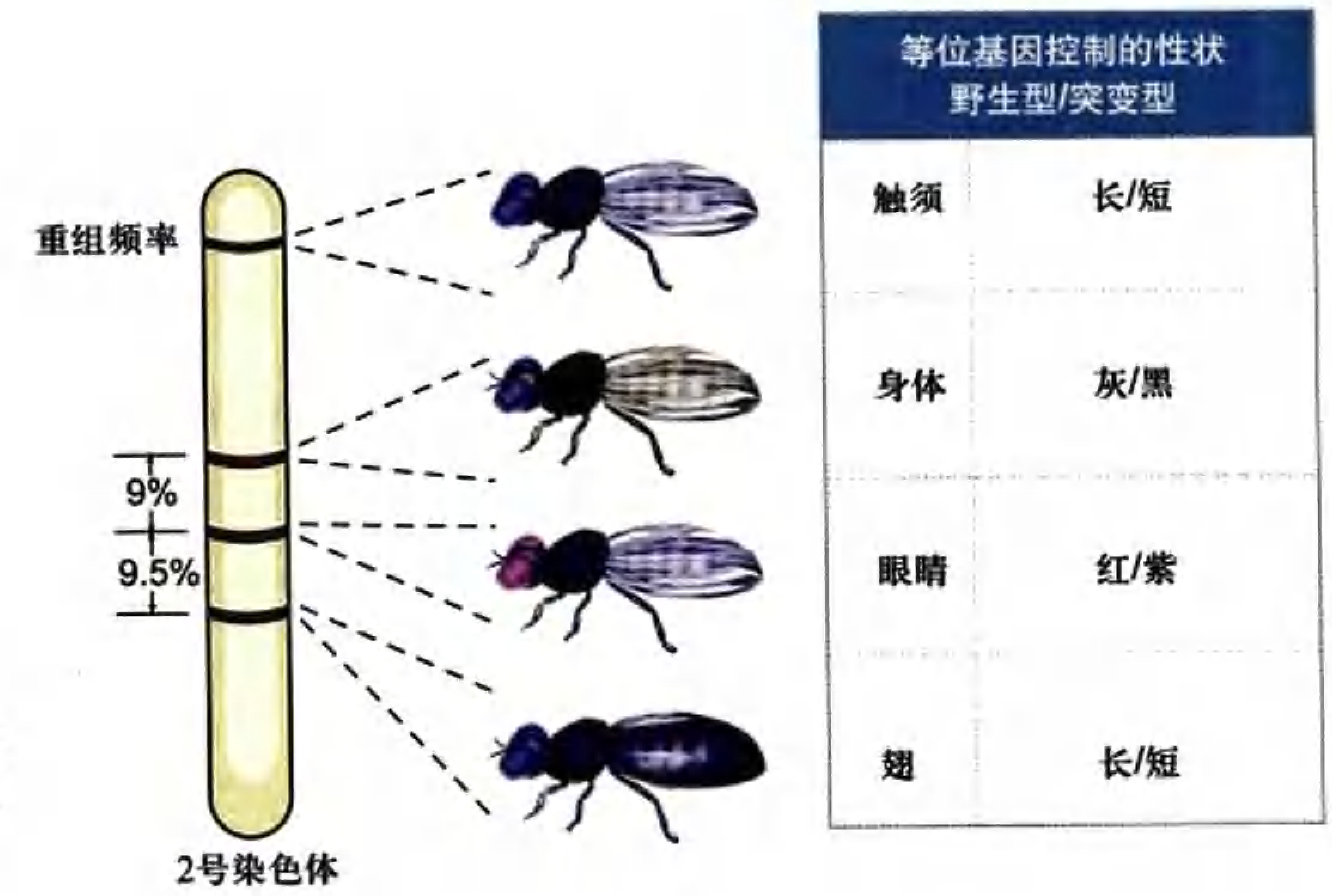


图5-4　果蝇染色体上依据重组频率作出的基因定位

位的依据（图 5-4）。

3. 复等位基因

在遗传学发展的早期就已经清楚，一个基因突变为一种新的形式，如红眼基因 *W* 突变为白眼基因 *w*，那么 *w* 基因就是 *W* 的等位基因（allele）。如突变有两种以上的形式，就称为复等位性（multiple allelism）。

如在人类血型 ABO 系统中，控制 A 型血的是 I^A 基因，控制 B 型血的是 I^B 基因，控制 O 型血的是 *i* 基因。此系统共由 3 个复等位基因 I^A，I^B 和 *i* 控制，都定位在第 9 号染色体长臂的 3 区 4 亚区（9q34）。I^A 和 I^B 互为共显性，但都对 *i* 为显性。ABO 血型的基因型和表型的关系如表 5-1 所示。I^A 基因控制合成 A 抗原决定簇；I^B 基因控制合成 B 抗原决定簇，*i* 基因为缺陷型，不能合成 A 抗原和 B 抗原。血型的遗传是十分稳定的，所以，血型在法律上常用于亲子鉴定、排查嫌疑犯的依据。

表5-1　人类ABO系统血型表

血型表	型基因型	抗原（细胞膜上）	抗体（血浆中）
A	I^AI^A，I^Ai	A	β（抗B）
B	I^BI^B，I^Bi	B	α（抗A）
AB	I^AI^B	AB	—
O	*ii*	—	αβ（抗A抗B）

应该注意，每一个二倍体生物个体，在一个基因座上只可能具有众多复等位基因中的一对等位基因；只有在一种生物群体中，才能找到某一个基因座位上所有不同复等位基因。一套复等位基因的本身就称为等位系列（allelic series）。

4. 基因之间的相互作用

5-4　基因之间相互作用的几种情况

孟德尔在豌豆杂交实验中所观察的 7 对性状都属于完全的显性和隐性关系，并且相互之间不存在连锁和相互影响，这是难得的简单情况。更多时候，情况会复杂一些，无论等位基因内部还是非等位基因之间常常会发生相互作用，使得杂交实验的结果，

出现不符合孟德尔最初提出的比例关系的现象。

5. 核外遗传

遗传物质主要存在于细胞核中，但在细胞质中也有少部分 DNA 存在，主要位于动植物的线粒体、叶绿体中和低等生物的一些细胞器中，称为染色体外基因、细胞质基因、细胞器基因或核外基因等。因为核外基因的遗传不遵循孟德尔提出的分离与重组的规则，又把它们称其为非孟德尔基因（non-Mendelian gene）。

5-5 第一例非孟德尔遗传——紫茉莉枝条颜色的核外遗传

高等植物之所以呈绿色，是由于在叶绿体中存在着绿色色素——叶绿素（chlorophyll）。绿色紫茉莉含有正常的叶绿体成分，白色的枝条含有无色的质体，又称为白色体，它缺乏叶绿素，故不能进行光合作用。从分子水平上来说这是由于其叶绿体 DNA（cpDNA）发生了基因突变。在植物生长的过程中，叶绿体和白色体这两种细胞器可以分离，因此，杂合细胞的后代有的仅有叶绿体，有的仅有白色体，或者两者兼有。绿、白、花斑植物中白化的枝叶细胞仅含有白色体，绿色的枝叶细胞有叶绿体，而具有花斑的枝叶既有含叶绿体的细胞和又有含白色体的细胞。绿色枝条上的花产生的雌性配子，其胞质中具有正常叶绿体，通过母体的遗传可将这些叶绿体传递给后代，同样，白色和花斑的表型也可通过此途径传给后代。

总之，高等植物的叶绿体系统中，由叶绿体 DNA（cpDNA）主导的核外遗传，具有以下 3 个特点：

① 花粉的细胞质中不含有核外遗传信息（即没有叶绿体或白色体），卵细胞比花粉要大得多，含有核外遗传信息。受精时雄核和营养核经花粉管进入胚囊中，这样合子中的核外遗传基本取决于卵细胞，而与花粉无关。

② 叶绿体基因组通过质体的生长和分裂，进行自我复制。野生型和突变型 cpDNA 分子随机地进入新的质体中，因此纯系可能是由混合系产生的。

③ 质体分离，进入子细胞是随机的，有的子细胞接受了叶绿体，有的接受了白色体，有的两者都接受了（图 5-5）。

除叶绿体外，线粒体也带有一定数量的基因，酵母的小菌落突变是线粒体系统核外遗传的典型例子。

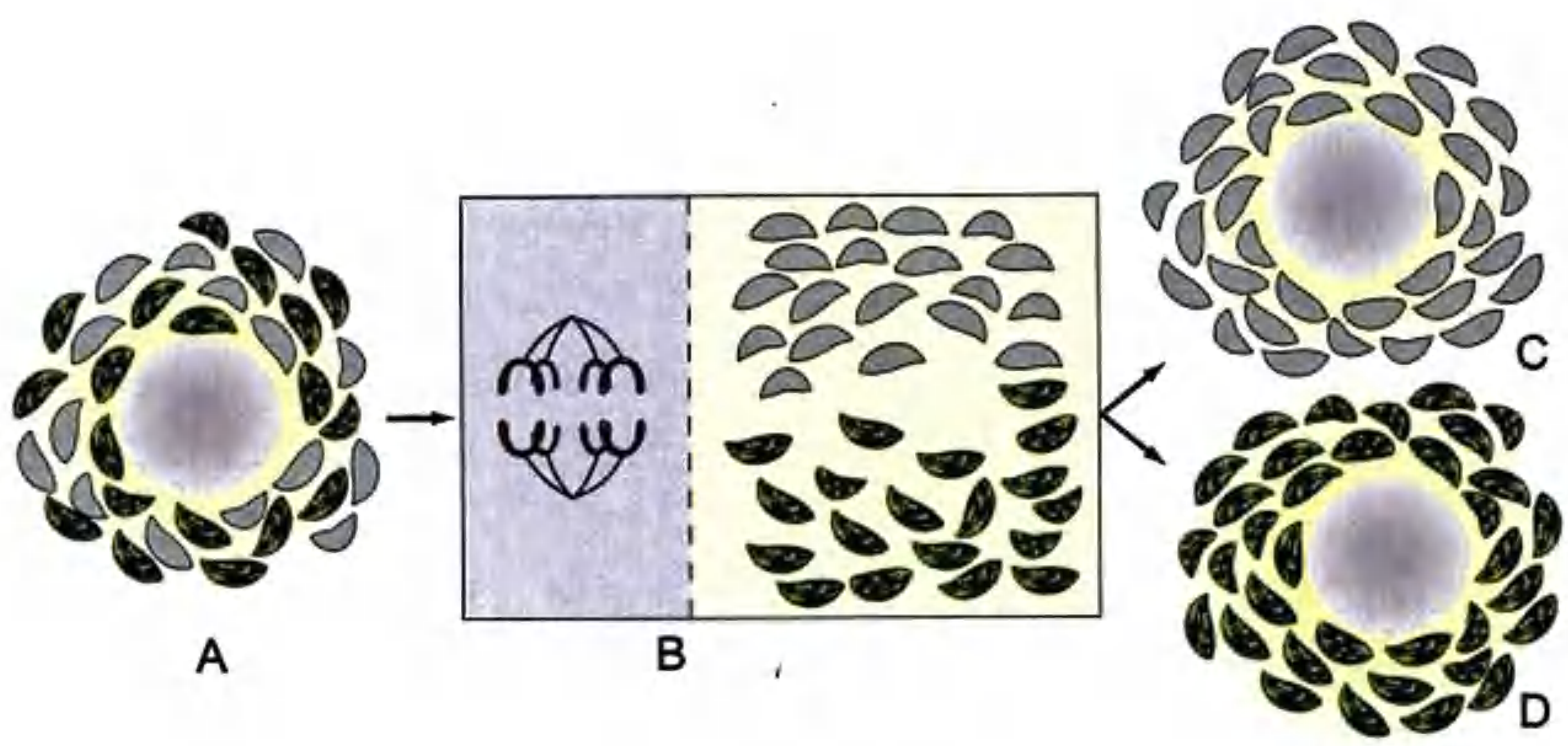


图5-5 叶绿体的核外遗传 由花斑枝条的母细胞（A），经受精后细胞分裂过程中的质体分离（B），有可能产生白色枝条（C），或绿色枝条（D），也有可能产生花斑枝条（未示）。

三、DNA 是遗传的分子基础

染色体学说确定基因是在染色体上线性排列的遗传单位。随着对蛋白质、核酸等生物大分子认识的深入，人们逐渐在探索基因的化学本质方面取得进展。

1. 遗传物质可以转化

1928 年英国细菌学家 F. Griffith 的肺炎链球菌转化实验，第一次证实了遗传物质可从细胞外进入细菌细胞，改变该细菌的遗传特征，从无毒性的 R 型肺炎链球菌变成有毒 S 型肺炎链球菌。外源遗传物质进入细胞的这个过程被称为转化（transformation）（图 5-6）。

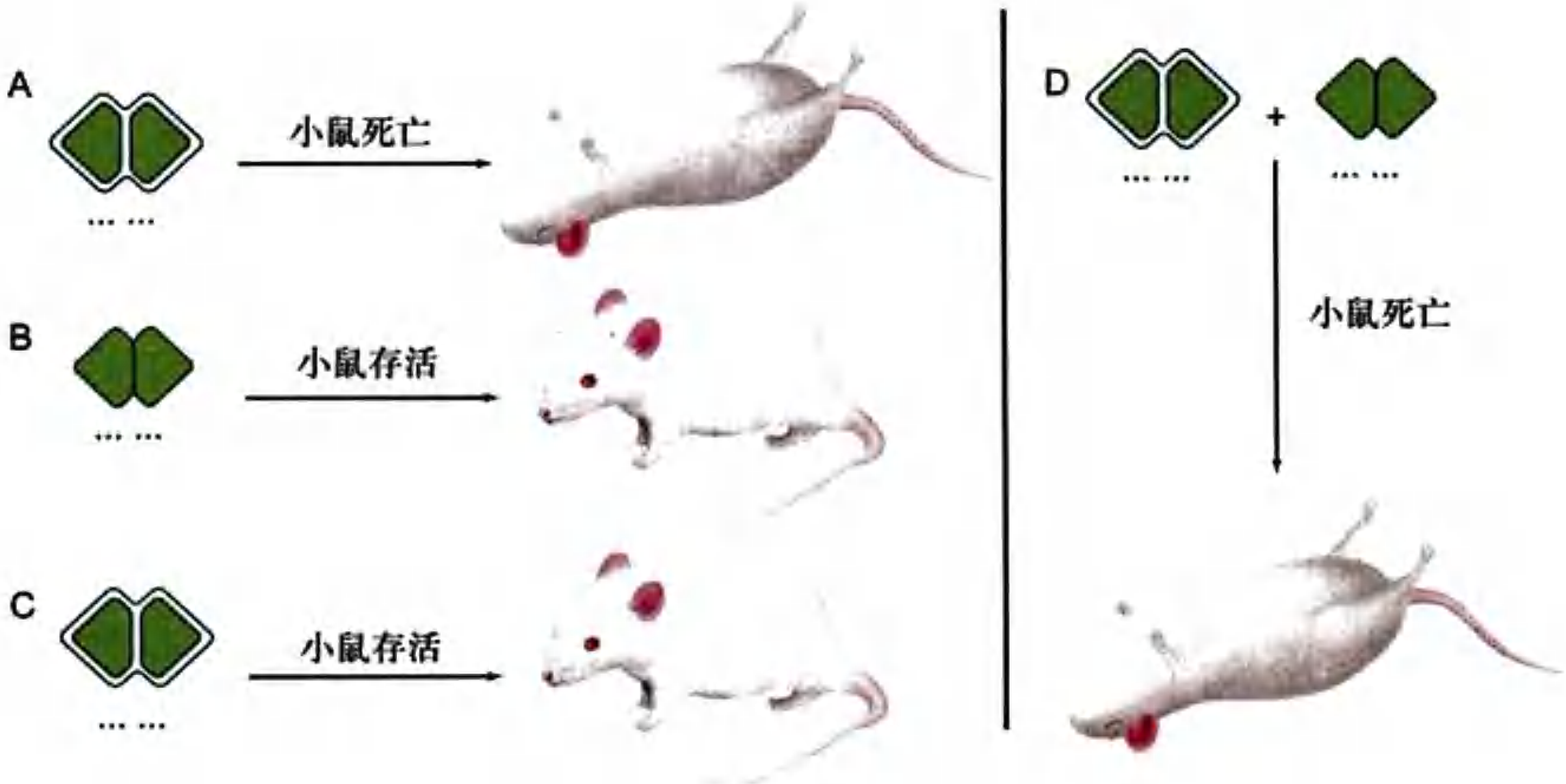


图5-6 肺炎链球菌转化实验 A. 用有毒S型肺炎链球菌感染小鼠使小鼠得病死亡。B. 用无毒性的R型肺炎链球菌感染小鼠，小鼠不得病。C. 用加热杀死的有毒S型肺炎链球菌感染小鼠，小鼠也不得病。D. 用加热杀死的有毒S型肺炎链球菌加上活的无毒性的R型肺炎链球菌感染小鼠，小鼠得病死亡，从病鼠体内分离出活的有毒S型肺炎链球菌。

2. DNA 大分子是遗传信息的载体

美国细菌学家 O. Avery 的实验室于 1944 年证明转化的遗传物质是 DNA，而不是蛋白质。但是，由于当时人们对生物大分子的注意力主要集中在蛋白质，而对 DNA 了解甚少，再加上以细菌为材料的遗传学研究还不多，所以 Avery 的结论并未引起重视。

直到 1952—1953 年间，美国科学家赫歇（A. Hershey）和切斯（M. Chase）用放射性同位素 ^{35}S 和 ^{32}P 所做噬菌体侵染细菌实验（图 5-7），明确地证明了，是 DNA 而不是蛋白质携带着噬菌体的遗传信息。沃森（Watson）和克里克（Crick）发表 DNA 双螺旋模型（参见图 1-21），表明 DNA 大分子结构上的特征，也支持 DNA 作为遗传分子的功能的需求。

1958 年，用 ^{15}N 标记 DNA 分子，并用密度梯度离心技术所做的实验，证明 DNA 大分子生物合成中半保留复制的特点。从而，为 DNA 分子在细胞分裂过程中，在上下代之间准确地传递遗传信息的功能，提供强有力的支持。

3. 中心法则

在 20 世纪 50 年代进行的大量研究，使人们逐渐取得共识——DNA 大分子是遗传

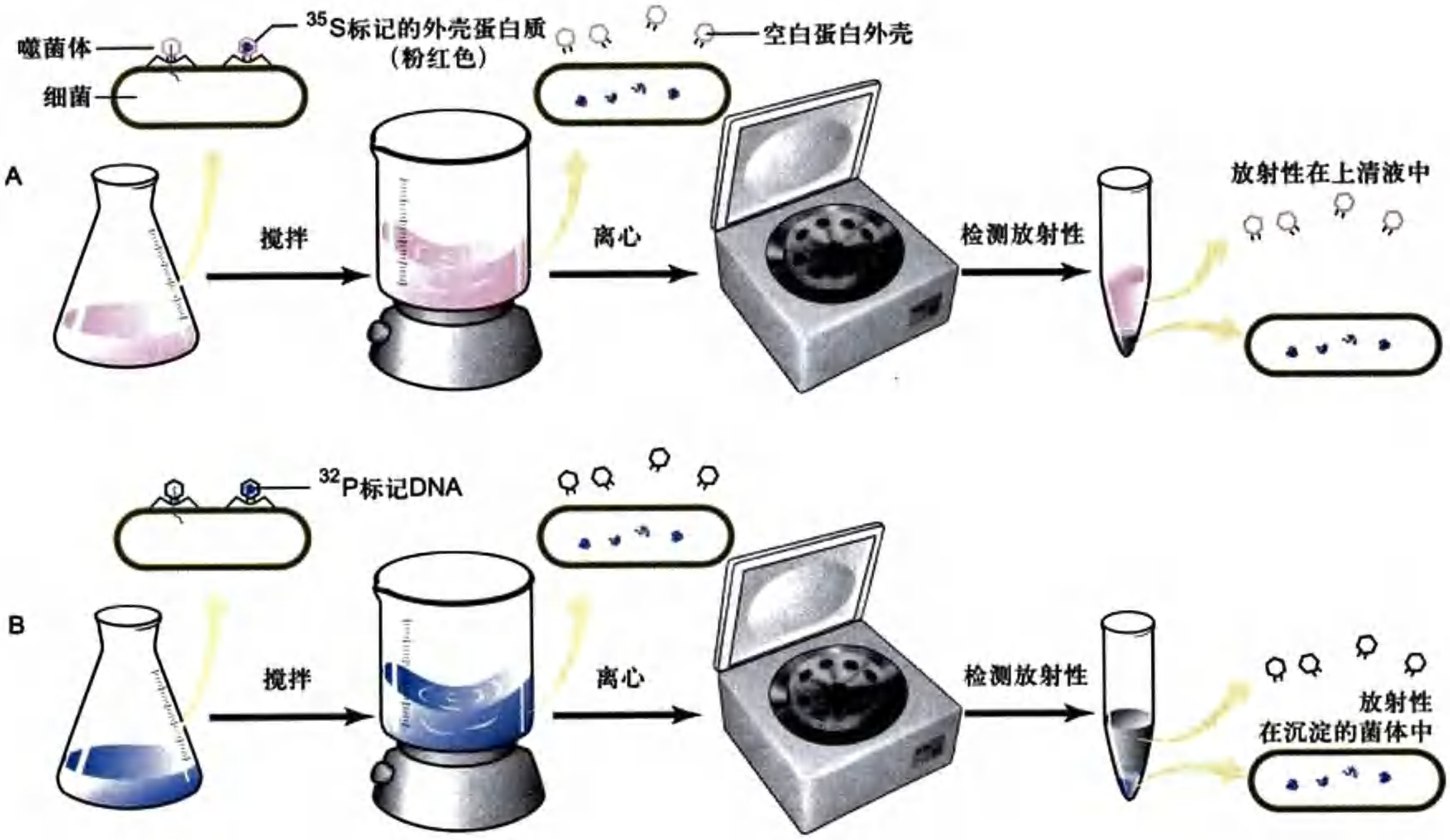


图5-7　放射标记噬菌体侵染细菌实验　用^{35}S标记噬菌体的蛋白部分（A），用^{32}P标记噬菌体的核酸部分（B），分别混合，离心，检测上清液和沉积物中的放射性，以判断噬菌体哪个部分进入细菌细胞。

的物质基础。于是，克里克（Crick）于1958年提出“中心法则”（central dogma）的假说，认为遗传信息的自我复制是从DNA到DNA，遗传信息的表达是从DNA到RNA，再到蛋白质。经过修订的“中心法则”得到学术界的广泛认同（图5-8）。

5-6　普利昂挑战中心法则

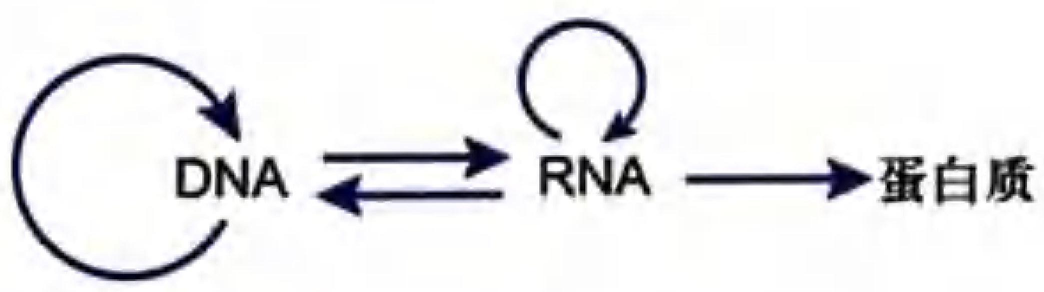


图5-8　中心法则

四、基因的结构和基因的表达与调控

1. 基因的结构

（1）基因结构的一般模式

在确定DNA大分子是遗传载体物质、遗传信息体现在DNA分子中核苷酸序列的基础上，更明确了现代基因的概念，就是可以表达产生多肽链或RNA链的一段DNA序列。真核细胞的基因结构如图5-9所示，包括：① 5′上游侧翼区，其中有启动子和各种调控元件，是RNA聚合酶识别和起始工作的位置，并有调控基因表达的各式转录因子结合的位置。② 转录区，内部又可区分出编码氨基酸序列的外显子和不编码氨基酸序列的内含子，还有前导序列和拖尾序列。③ 3′下游侧翼区。

原核细胞的基因结构与上述大同小异，也可区分为起始及调控区（含启动子）和

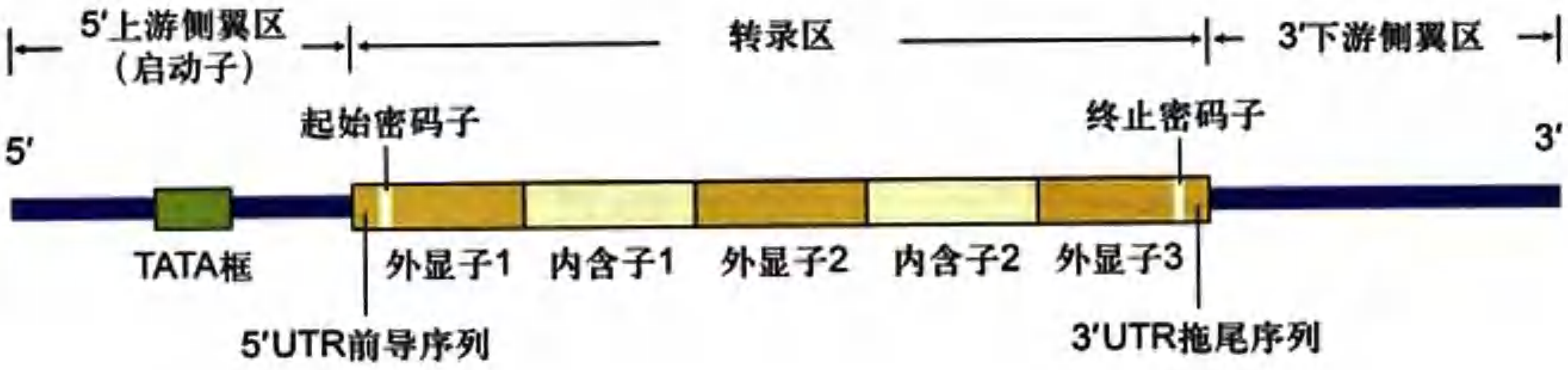


图5-9 真核细胞基因结构图

转录区。一般说来，细菌的基因结构较为简单，没有不编码的内含子，并且一个启动子后面可以连接好几个转录区，也就是说，转录出的 mRNA 可以编码几条多肽链。然而，病毒基因的转录区中，有时也有内含子。

（2）重叠基因

一些病毒或噬菌体的基因组比较小，含有的核苷酸对数目较少，于是出现一种十分巧妙的机制——重叠基因（overlapping gene）。两个或两个以上的基因共用同一段 DNA 区域称为重叠基因。这样，使有限的碱基得以编码更多的遗传信息。它就像我们古代的回文诗一样，例如：



这是一首七言绝句：采莲人在绿杨津，在绿杨津一阕新，一阕新歌声漱玉，歌声漱玉采莲人。本来需要 28 个字才能表达完的一首诗，现在利用前后两句之间的几个字的重叠，结果只用了 14 个字就完成了。重叠基因也与此类似，利用碱基的重叠来编码更多的信息。

1977 年，英国著名的科学家桑格（F. Sanger）建立了“加”“减”法进行 DNA 测序，并用这种测序方法完成了环状单链的噬菌体 ΦX174 的基因组测序。ΦX174 的基因组由 5 386 个核苷酸组成，共有 11 个基因，构成 3 个转录单位，由 3 个启动子（*p*A, *p*B, *p*D）启动（图 5-10）。基因的产物都已被分离。按照每 3 个核苷酸编码 1 个氨基酸的规则，ΦX174 含有的 5 386 nt 最多只能编码 1 795 个氨基酸，若每个氨基酸的平均相对分子质量为 110，则 1 795 个氨基酸所构成的蛋白质总相对分子质量约为 197 000，但实际测出的蛋白质总相对分子质量却为 262 000。可见 ΦX174 的基因组所编码的氨基酸总数远远超过 1 795 个。将全部 DNA 序列和蛋白质的氨基酸序列进行比较，发现 *B* 基因在 A^{O} 基因之中，*K* 基因跨在 *A*-*C* 两基因的连接处，和 A^{O} 基因的尾部、*C* 基因的首部相重叠，*E* 基因在 *D* 基因内部。类似的情况在别的噬菌体，如 G_4、微小病毒和 SV40 中也有发现。

重叠基因不仅可经济利用基因组，而且可能起表达调控的作用。重叠基因仅在噬菌体和病毒中存在，在真核生物中尚未发现。这可能因为前者基因组比较小，但又必须要编码一些维持其生命和繁殖的必不可少的几个基因，在选择的压力下，保留了这种重叠基因的形式。

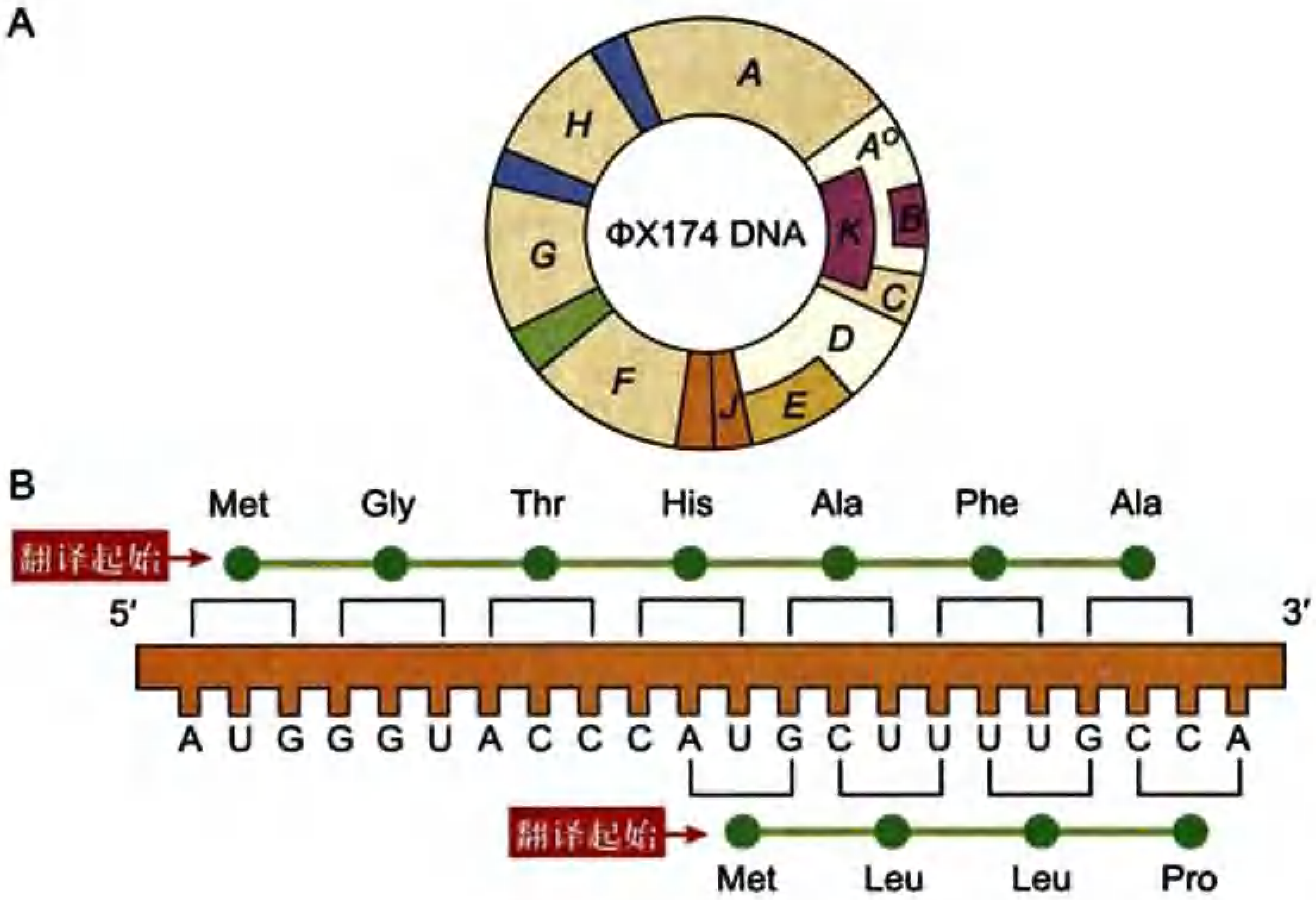


图5-10 重叠基因 A. ΦX174 DNA分子中11个基因（*A*，*B*，*C*，…）的分布位置。B. 同一条mRNA链上，不同的起始位点，翻译出不同的基因产物——蛋白质。

2. 基因的表达与调控

（1）基因表达和蛋白质合成

1902年英国医生A. Garrod对于遗传病黑酸尿症的描述，就已透露出基因和酶之间的关系。1941年发表的粗糙脉孢菌营养缺陷型实验，明确证实了"一基因一酶"的假说。

5-7 粗糙脉孢菌营养缺陷型实验

分子生物学研究证明，生物体的所有特征无不关联着一个或一组蛋白质的功能特征。蛋白质起着酶——催化剂的作用、信号分子的作用、受体的作用、运输载体的作用等等。所以，作为遗传信息载体的基因的表达，具体体现在，在一段段DNA分子指导下，中间经过RNA分子，合成一个个蛋白质分子。生物体各种性状的多样性、功能的灵活性、对环境条件的适应能力，以及生长发育过程中的变化，究其根源，都源自于细胞内基因的表达处于精细的调控之中。也就是说，生物体内各种细胞，依据不同情况，随时关闭基因组中一部分基因的表达，启动另一部分基因的表达，让一部分基因这么表达，让另一部分基因那么表达，以便制造出或消除掉各种各样蛋白质，保证生物体的正常运行。

（2）原核生物基因表达的调控

1961年法国科学家F. Jacob和J. Monod根据对大肠杆菌中与利用乳糖有关的一组酶的研究，提出乳糖操纵子学说，标志着人们研究基因表达调控的开始。如图5-11所示，操纵子包含3种组分，即结构基因（structural gene）、操纵基因（operator）和启动子（promoter）。结构基因编码合成一系列功能相关的酶，如在大肠杆菌的乳糖操纵子中，结构基因由*lacZ*，*lacY*和*lacA* 3个基因组成，它们分别编码β-半乳糖苷酶、透过酶和乙酰基转移酶。3种酶相互配合催化乳糖分解、吸收和利用，为细胞提供碳源。启动子是RNA聚合酶识别和结合位点，转录过程由此开始。操纵基因位于启动子与结构基因之间，起着操纵子的"总开关"的作用。在启动子前面还有一个调节基因，专门编码起阻遏物作用的阻遏蛋白。当细胞中有葡萄糖存在或环境中没有乳糖时，细胞不以乳糖作为碳源，此时调节基因*lacI*编码的阻遏蛋白就结合到操纵基因上，使DNA构象发生改变，转录过程无法进行，以节约能量和资源。当细胞中无葡萄糖而环境中又有

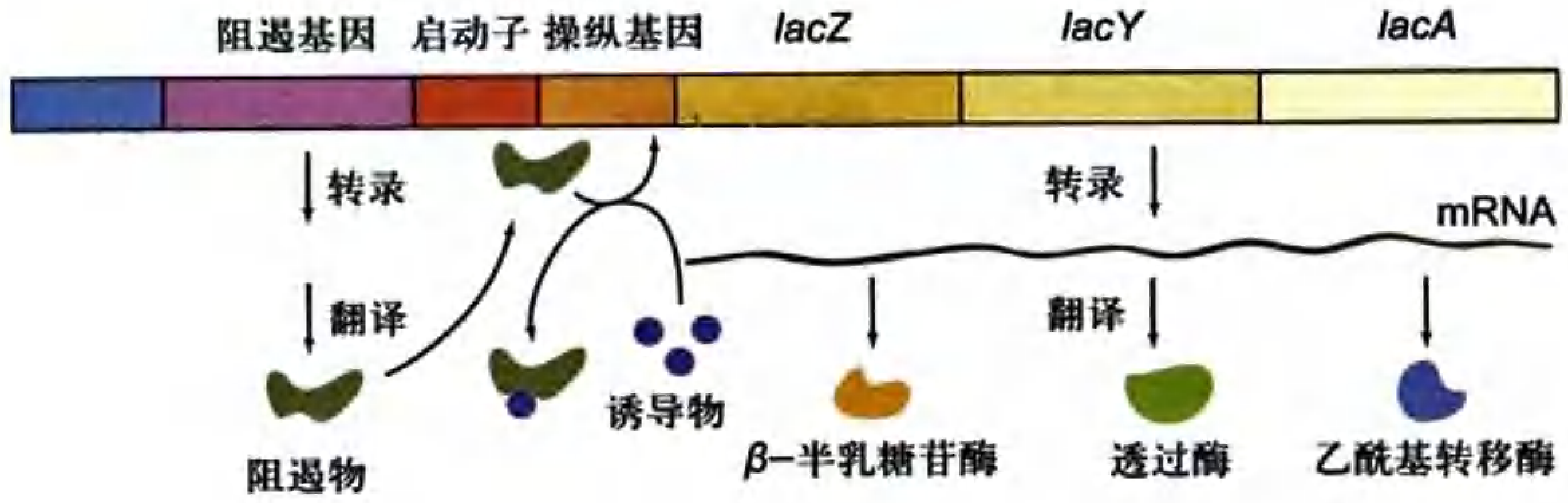


图5-11　乳糖操纵子的结构和功能

乳糖存在时，进入细胞的少量乳糖起着诱导物的作用，和结合在操纵基因上的阻遏蛋白结合，使其构象发生改变，从操纵基因上解离下来，整个操纵子打开，转录过程得以进行，转录得到的 mRNA 再经翻译，合成一系列催化乳糖代谢的酶，使细胞得以分解吸收和利用乳糖作为碳源。

后来，又陆续在原核生物中发现其他类型的操纵子模型，并发现了一些其他的基因表达调控方式。

(3) 真核生物基因表达的调控

真核生物有细胞核，作为遗传分子的 DNA 被包在细胞核中，并且在多种组蛋白的帮助下，有着复杂的包装和结构：在细胞分裂间期以染色质形式存在，待到进入分裂期，又进一步折叠包装成为染色体。与结构上的复杂化相对应，真核细胞的基因表达调控也更为复杂，大致有以下几个层次的调控：

① 染色质水平和 DNA 水平的调控　真核生物的染色质具有复杂结构，且处于动态中，染色质结构的变化起着基因表达的调控作用。例如，一般认为异染色质是不表达、不具转录活性的染色质。DNA 分子本身也经历着各种可能的化学修饰，如甲基化等。这些化学修饰也起着基因表达调控的作用。

② 转录水平的调控　在真核生物基因的结构中，有各种特定的 DNA 序列片段，其作用是专一地与各种调节蛋白（称为转录因子）相结合，称为调节元件。

③ mRNA 水平的调控　刚刚转录完成的 mRNA 通常要经过多种剪接，才变成作为翻译模板的成熟 mRNA。整个 mRNA 加工剪接的过程是 mRNA 水平基因表达调控的重要内容。例如，从同一个基因编码出的 mRNA 前体，在大鼠甲状腺里被加工剪接成降钙素 mRNA，在大鼠脑中被加工剪接为神经肽 mRNA（图 5-12）。另外，mRNA 的代谢速率，以及 mRNA 翻译成蛋白质的过程都可归纳为 mRNA 水平的调控。

3. 环境因素对遗传的影响

基因决定表型，但并不是说环境因素在遗传性状的表现中不起作用。基因在一定的内、外环境条件下进行表达，从而使个体出现一定的性状，因此，在基因型确定的情况下，不同环境会影响到基因的表达而导致相应性状的改变。有的性状由一个基因决定，有的性状由多个基因决定。

环境条件对多基因控制的数量遗传的影响更为明显，如人的身高、体重等性状是受多基因控制的，营养状况、生活环境等对这些性状都有直接的影响。即使是单基因控制的质量性状也或多或少受到环境条件的影响。

(1) 外环境的影响

水毛茛（*Ranunculus aguatilis*）是一种生长在水中的植物，它的叶片在不同环境中

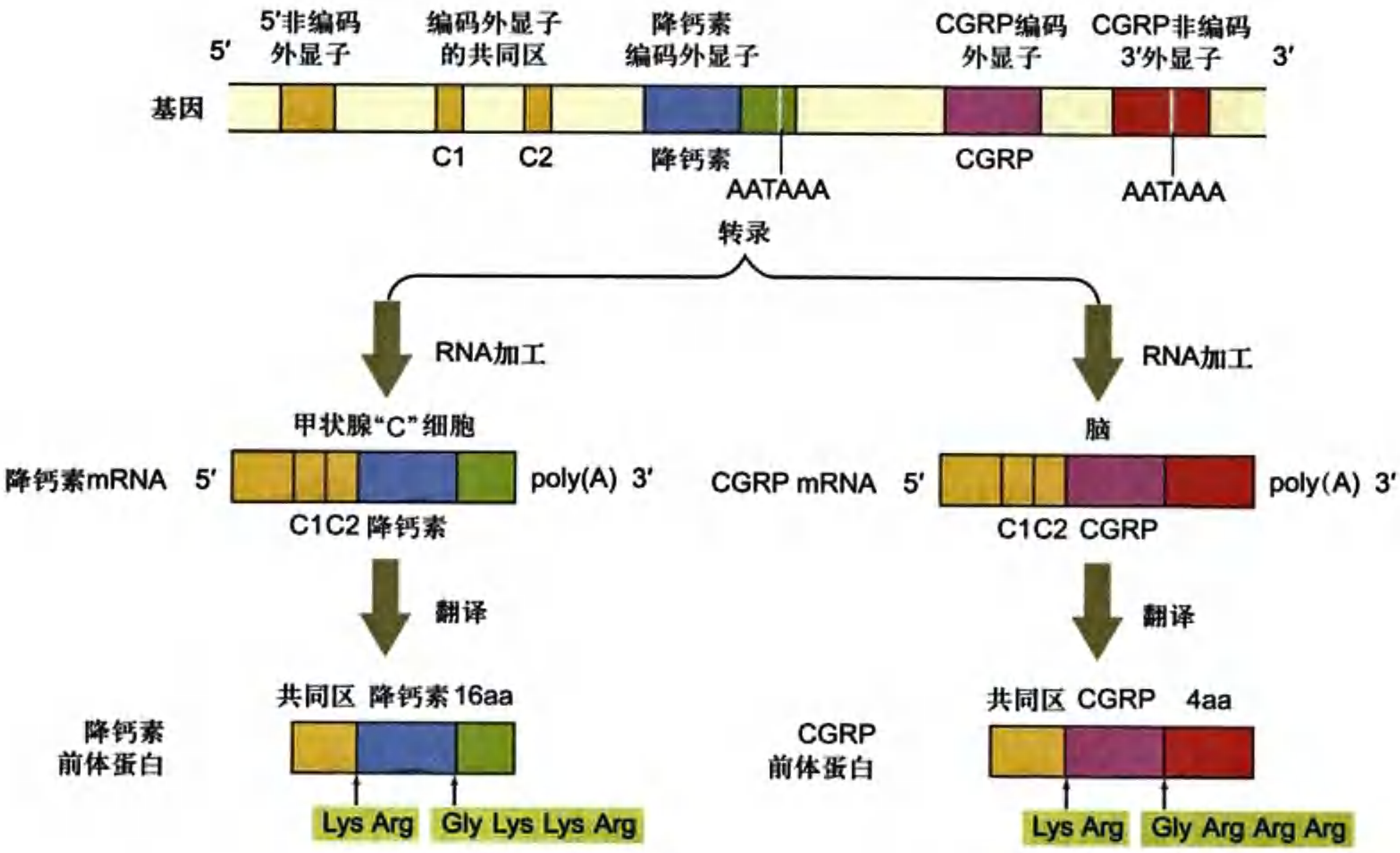


图5-12 大鼠降钙素基因的不同剪接模式 大鼠降钙素基因中有两个poly（A）位点，在甲状腺"C"细胞和在脑中，RNA加工不同，得到不同的表达产物。（CGRP：降钙素基因相关神经肽）

呈不同形态。同一株植株，基因型完全一致，但长在水下的叶片呈丝状，长在水面上的叶片呈掌状（图 5-13）。

喜马拉雅兔的毛色是受基因控制的，但也受到外界温度的影响。在 25℃左右时喜马拉雅兔四肢和头部的尖端、尾巴和耳部体温较低的部分的毛都是黑色的，其余部分全为白色（图 5-14B）。但在 30℃以上的环境里长出的毛全为白色（图 5-14A）。如果把躯干部除去一部分毛，再将兔子放到 25℃以下的环境中生长，新长出的毛是黑色的（图 5-14C）。



图5-13 水毛茛叶片在水面上下的形态不同



图5-14 喜马拉雅兔的毛色与温度的关系

（2）内环境的影响

人类的早秃（baldness）这一性状是由常染色体上的一对等位基因（*b*）控制的，但这个基因的表达受到雄性激素的调控。带有这个基因的杂合体（b^+b）只在男性中出现早秃的表型，在女性中表型正常。当 *b* 基因纯合时（*b b*），女性才出现早秃，这个概率比带有单个 *b* 基因的概率小很多，所以女性很少是早秃的。

5-8 母体影响

大多数情况下，环境因素的影响机制尚未清楚。通常，先把受某个或某组基因控制的表型和对其发生影响的某个环境因素的关系，制成显示环境－表型相关性的表格，称为该基因型的反应规范（norm of reaction）。例如，人类的肤色是受一组基因控制的，基本同类肤色的人群又因受阳光照晒程度的影响，在表型上有很大差异。有时，内外环境中究竟哪些因素起作用，尚未清楚。例如，人类的六指，已知是由一个显性基因控制的，带有一个有害基因的人都会出现多指。但是，不同人多出来的第六指不一样，有的较长，有的较短，有的仅显示一个小突起。这种表型程度不同，称为表现度（expressivity）。

第二节 基因的改变和生物的遗传变异

子代的许多性状特征总是与亲代相像，这是生物的遗传；另一方面，子代总在若干方面与亲代不相像，这是生物的变异。遗传和变异是一件事情的两个侧面。

由一个（或一对）亲代产生的许多子代，表现出各不相同的变异，使它们对环境条件的波动具有各不相同的适应能力。所以，遗传变异的存在是生物进化的基础，生物世界由简单到复杂，适应各种各样的环境条件，表现多种多样的性状与功能，无不源自于遗传变异的存在。另一方面，就人体来说，遗传物质的有些变异可导致遗传病的发生。

基因是生物体内掌管遗传的基本单位，DNA 大分子结构是基因的物质基础。每个物种的基本性状特征，代代相传，说明生物体的基因有相当的稳定性，也就是说，DNA 大分子结构有相当的稳定性。可是，每次传代中又都可观察到或大或小的变异发生，说明遗传物质亦是可变的，即 DNA 大分子结构不断经受着一定程度的变化。遗传物质的改变，大致分为两大类型：

基因重组 —— 已经存在的遗传物质产生新组合的过程，称为基因重组（gene recombination）。从分子机制来看，重组是在减数分裂中一段 DNA 分子同源置换，或整个 DNA 分子的重新组合。前者称为分子内即染色体内重组，后者称为分子间即染色体间重组。

突变 —— 除遗传重组以外，遗传物质的任何可检测出的并能遗传的改变，统称为突变（mutation）。涉及基因的突变和染色体畸变，称为基因突变（gene mutation）；涉及染色体结构和数目的改变，称为染色体畸变（chromasomal aberration）。

一、基因突变

1. 自发突变和诱发突变

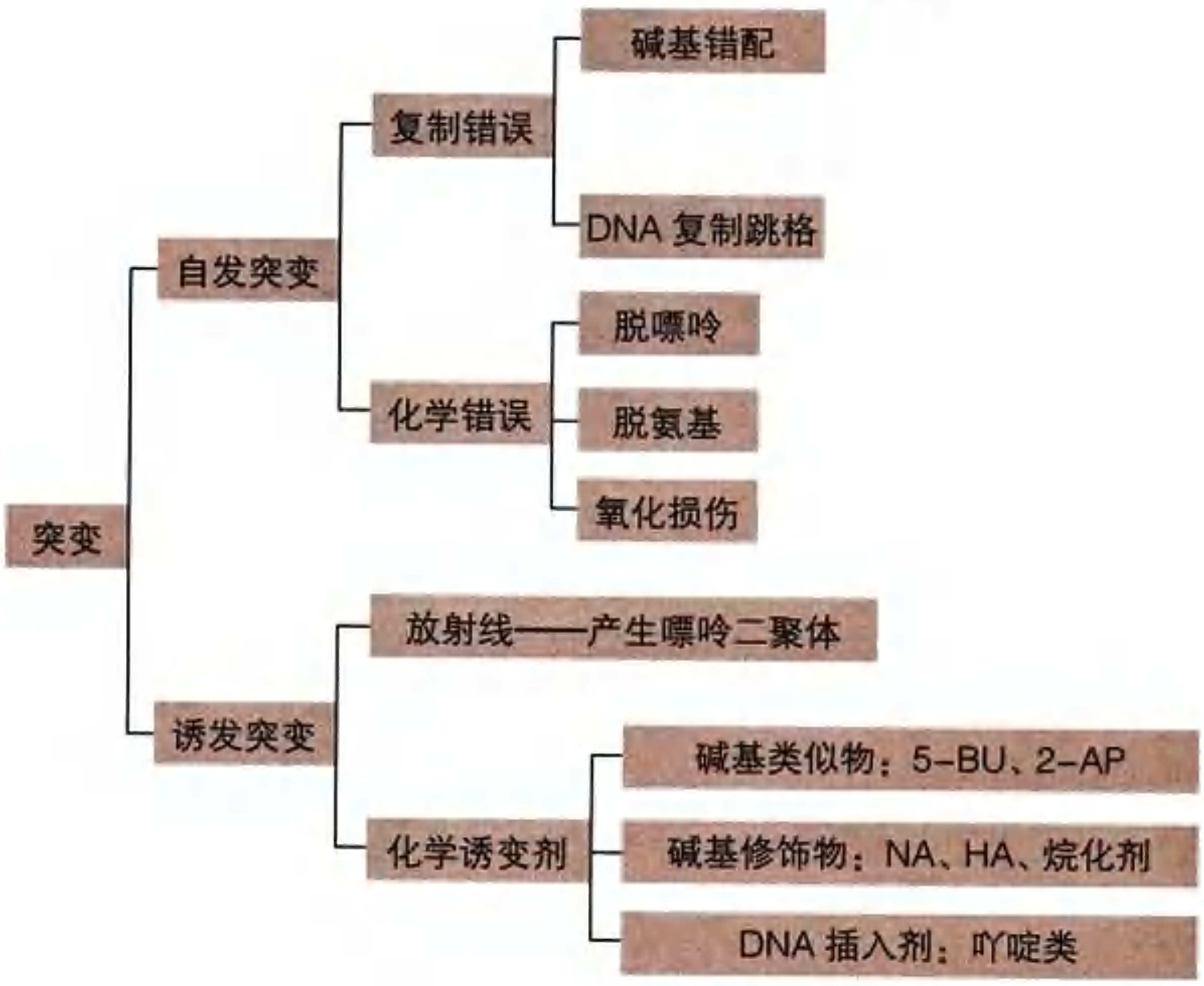
以 DNA 分子结构的改变为基础的基因突变研究得较为清楚。从突变的诱因来看，

可将基因突变区分为两大类（表 5-2）：

自发突变 —— 不是因体外的因素诱发，通常在 DNA 复制过程中发生，或体内发生的 DNA 分子的化学修饰。

诱发突变 —— 由体外物理因子、化学因子或生物因子所导致的 DNA 分子结构变化。

表5-2　突变的诱因



黄曲霉素是很强的诱变剂，一些癌症高发地区的病因调查往往发现当地居民有摄入霉变食物的习惯。香烟所产生的烟雾中含有多种化学诱变剂，所以吸烟人群是癌症高发人群（图 5-15）。

2. 点突变、移码突变和缺失突变

基因突变有多种类型。

涉及 1 个碱基对的突变，称为点突变（point mutation）。例如，血红蛋白 β 链上一

5-9　基因突变的类型

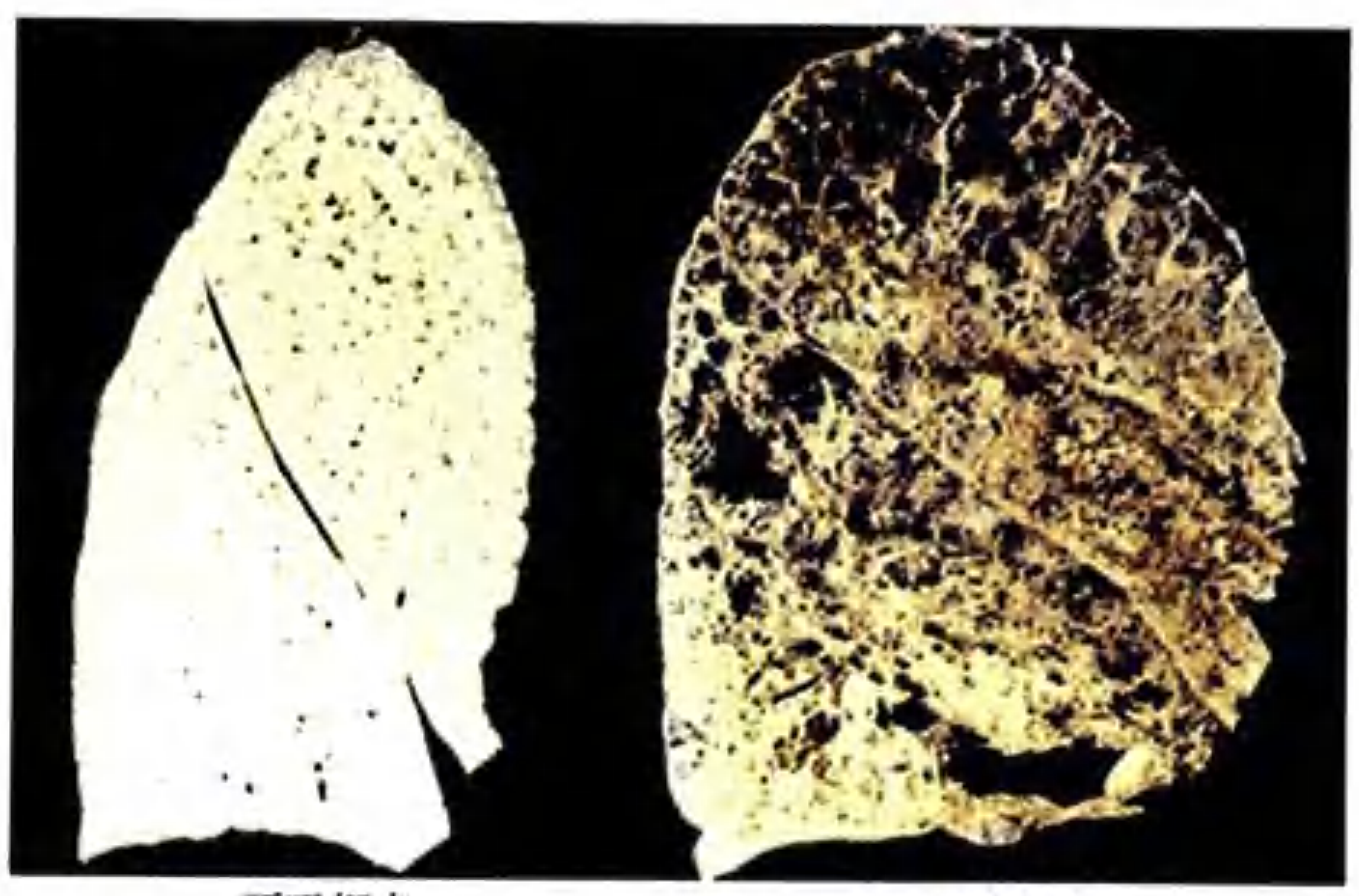

不吸烟者　　吸烟者

图5-15　吸烟者的肺被严重污染

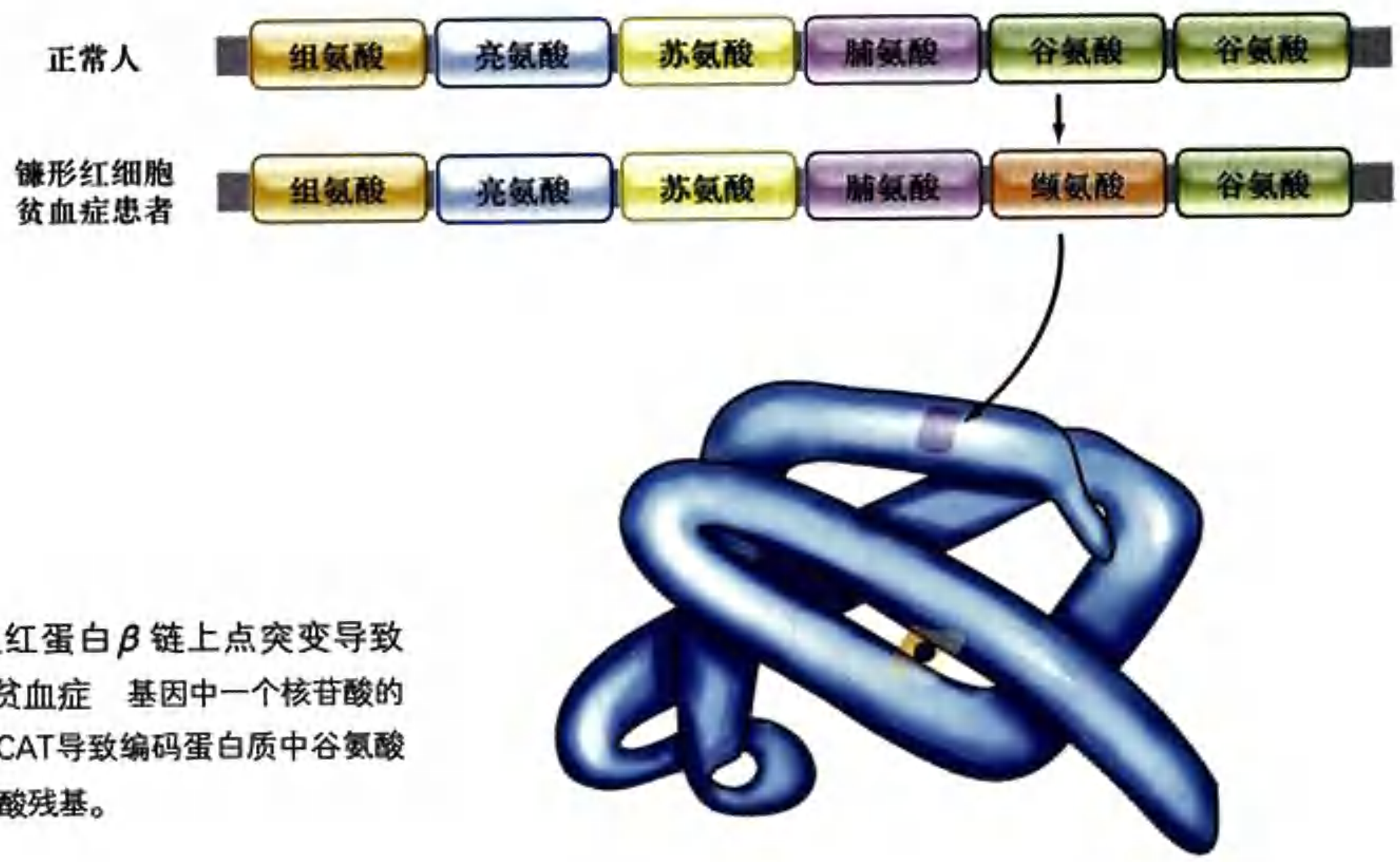


图5-16 血红蛋白β链上点突变导致镰形红细胞贫血症 基因中一个核苷酸的突变，CTT→CAT导致编码蛋白质中谷氨酸残基变为缬氨酸残基。

个碱基的点突变(A → T),导致基因表达合成的肽链上谷氨酸残基为缬氨酸残基所取代，从而改变了血红蛋白性状和功能，导致镰形红细胞贫血症（图 5-16)。

涉及插入或缺失 1 ～ 2 个碱基，造成在基因表达中遗传密码阅读时发生错误，则称为移码突变（ frame shift mutation)。

若是 DNA 片段（十几个至几千个碱基）丢失，则称为缺失突变。

二、染色体畸变

染色体畸变分为染色体结构变异和染色体数目改变两大类。

1. 染色体结构变异

染色体结构变异起因于染色体的断裂。若无外界影响，染色体断裂的频率很低。因 X 线、γ射线等物理因素作用，或二甲基苯蒽等化学试剂处理，染色体断裂及结构改变的频率大为增高。

染色体结构变异又包含缺失、重复、倒位、易位 4 种类型（图 5-17)。通常染色体结构改变会导致遗传信息的改变，使生物体表现出种种异常状况。在进化的长河中，染色体结构改变也是生物变异和进化的重要因素。

（1）缺失（ deletion ）

染色体丢失一段，称为缺失。人类婴儿的猫叫综合征（ cat cry syndrome ）是染色体缺失综合征。患儿第 5 号染色体短臂缺失（ $5p^-$ ），表现为喉部发育不良，哭声似猫叫，同时身体和智能发育不全，小头畸形，满月形脸，眼距宽，耳位低，通常在婴儿期或幼儿期夭折。

（2）重复（ duplication ）

染色体多了一个片段称为重复。在进化的历程中，重复意味着额外增加了遗传物质，也增加了出现新功能的可能性。

（3）倒位（ inversion ）

一条染色体上出现两处断裂，中间片段转 180° 后又重新连接起来，造成这一片段

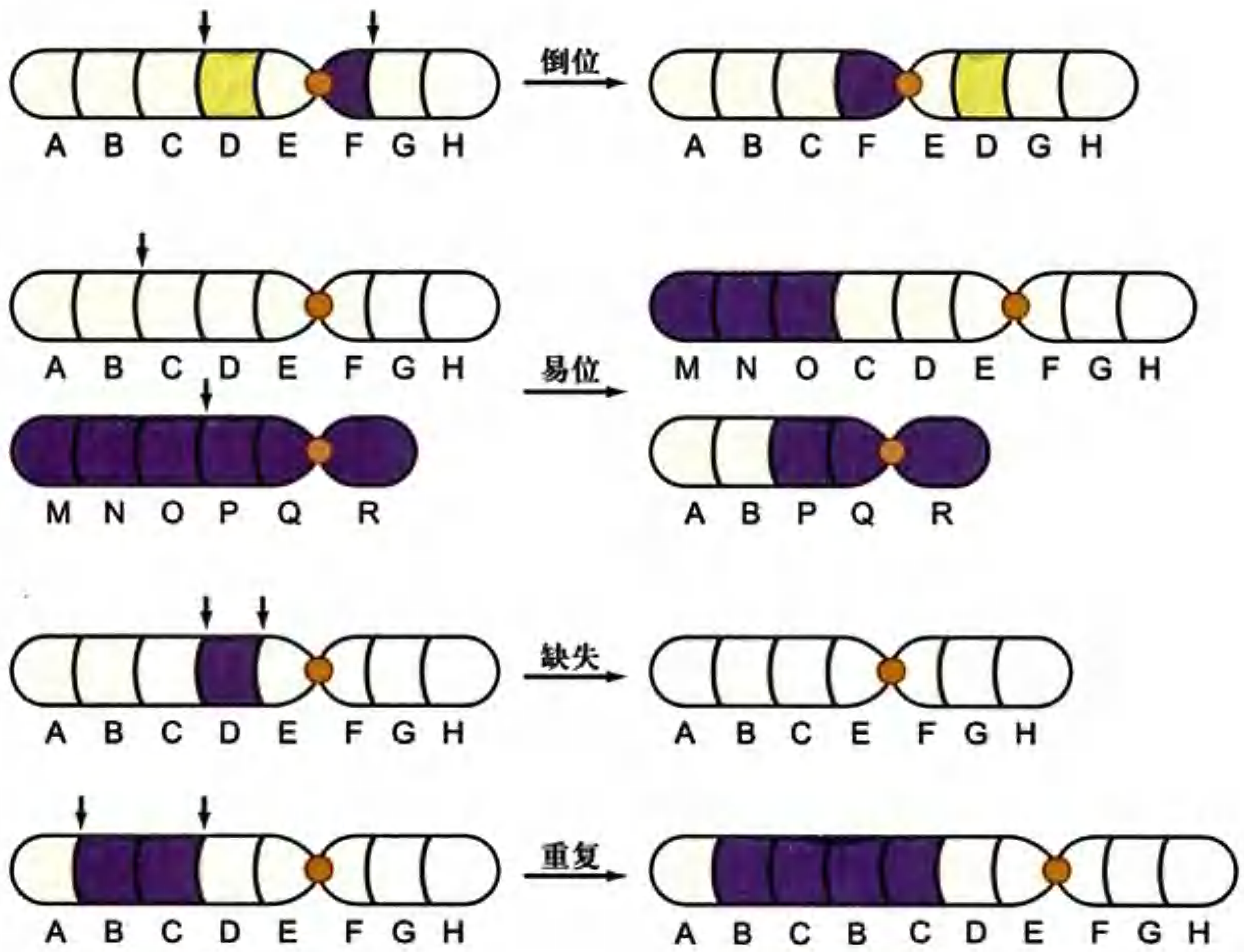


图5-17　染色体结构变异

上基因顺序的颠倒。倒位不改变染色体上基因数目，但造成基因重排，在自然界较为常见，常具有进化的意义。例如，人和黑猩猩相比，可找到 6 次倒位；黑猩猩与大猩猩相比，可找出 8 次倒位。

（4）易位（translocation）

非同源染色体之间的节段转移称为易位。非洲淋巴瘤（Burkiff 淋巴瘤 ）是一种发生在 B 细胞中的恶性肿瘤。肿瘤细胞的 8 号染色体的一小段和与 14 号染色体（或者是 2 号染色体，或 22 号染色体）的一小段发生易位。其中以 8 号染色体的长臂末端与 14 号染色体的长臂末端发生易位，最为常见。8 号染色体的长臂末端原有癌基因 *c–myc*，但不能大量表达，易位后，转移到 14 号染色体长臂末端，插入到通常编码抗体分子部分产物的 *IgH* 基因内部，使 *c–myc* 基因得以大量表达，导致该细胞成为淋巴瘤细胞（图 5–18）。

2. 染色体数目改变

染色体数目的改变，包括整倍体改变和非整倍体改变两种类型。

（1）整倍体

通常把一个正常配子中所包含的染色体数目称为染色体组（genome），亦称为基因组；带有一套染色体组（即 *n*）的配子称为单倍体，意味着一个正常配子所带有的全部基因，以 *n* 为代表。以有性生殖为主要繁殖方式的真核生物，雌性配子和雄性配子结合成合子，由此开始生长发育为一个生物体。其体细胞中有两套染色体（2*n*），称为二倍体（diploid）。大多数物种的个体都以二倍体形式存在，而其生殖细胞（雄配子或精子，雌配子或卵子）则为单倍体（monoploid）。

但是也有例外。例如，雄性的蜜蜂、黄蜂和蚂蚁，都是单倍体的。因为，这些昆虫的生活史中，雄性个体是由孤雌生殖发育而成，没有经过受精卵的过程。待到雄性蜜蜂、黄蜂或蚂蚁在形成配子时，雄性个体通常不经减数分裂，而是通过有丝分裂产生配子。

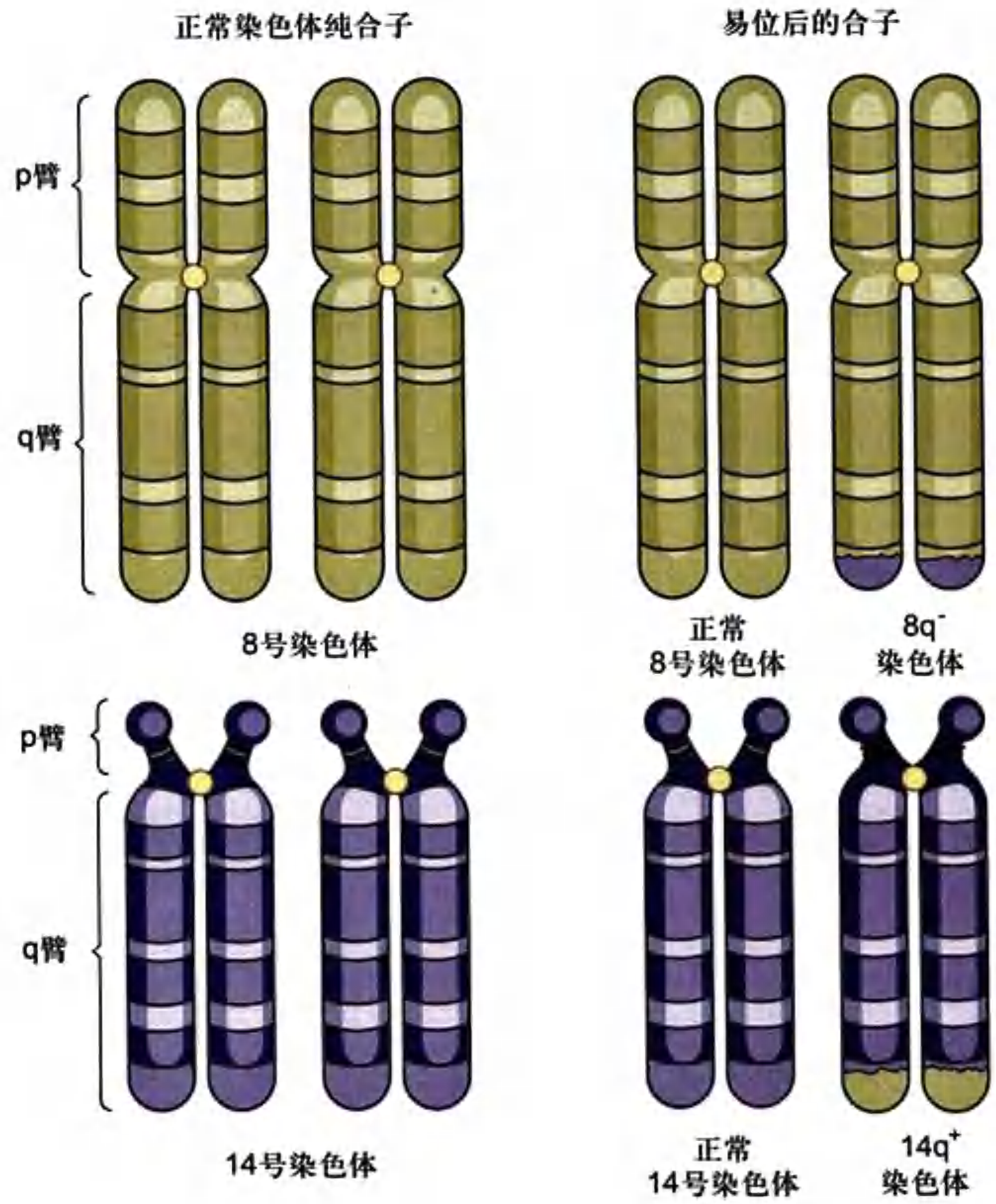


图5-18 非洲淋巴瘤细胞中8号染色体和14号染色体之间的易位

生物体或生物细胞所含的完整染色体组数超过二倍体（$2n$）时，则称为多倍体（polyploid）。例如，三倍体（$3X$）含有3套染色体，四倍体（$4X$）含有4套染色体……多倍体动物较为少见，但是多倍体植物却较为多见。例如：普通小麦是6倍体（$6X$），因为小麦的一个染色体组包含7条染色体（X=7），小麦的生殖细胞（配子）含有21条染色体（$n=3X=21$），小麦的体细胞含有42条染色体（$2n=6X=42$）。在这里，X代表染色体组的数目，n代表一个配子细胞中含有的染色体。对于大多数孢子体为二倍体（$2n=2X$）的生物来讲，n和X的含义是一致的。

长期进化过程造成开花植物中，多倍体物种占50%；在单子叶植物的某些科中，如兰科、天南星科等，多倍体物种占90%以上。在人工栽培中，运用各种生物技术，也可以人工造成单倍体或多倍体，以利于农作物育种。例如，西瓜通常为二倍体（$2n$=22），普通西瓜在幼苗期用秋水仙素处理，可以得到四倍体植株（$4n$=44），以四倍体西瓜为母体，产生的雌配子（$2n$=22）和正常西瓜的雄配子（n=11）杂交，于是结出三倍体的西瓜（$3n$=33）。三倍体的种子种下去，长出来的西瓜，不能产生可育的配子，就成为无籽西瓜了（图5-19）。

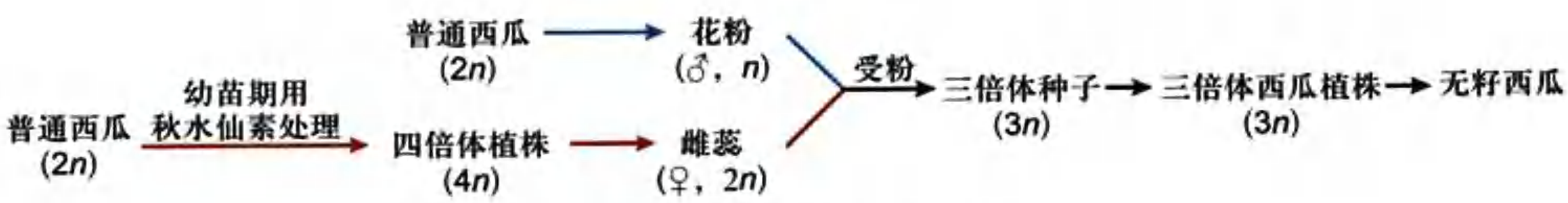


图5-19 无籽西瓜的培育

人们培育出许多三倍体作物，包括甜菜、苹果、杜鹃花等，其特点是生命力强，营养器官繁茂。香蕉则是天然的三倍体，所以是无籽的。

另一方面，人们设法从花粉或花药培养出单倍体植株，再通过染色体处理，获得双单倍体，即每对染色体都是纯合的二倍体。这样做对于已经得到的优良性状来讲，避开了在有性生殖过程中生成杂合子，前后代分离丢失的危险。所以，花粉培育成为遗传育种中常用的技术手段。

（2）非整倍体

整倍体中缺失或多出一条或 n 条染色体而产生的变异类型即非整倍体变异。一般是由于减数分裂时，一对或多对同源染色体不分离或提前分离所造成的。

人类的唐氏综合征（Down syndrome，又称先天愚型）是一种典型的非整倍体变异。患者细胞中多一条 21 号染色体，又称 21 三体综合征。患儿具有特殊的颅部畸形，包括：头颅小，枕骨扁平，脸圆，眼距宽，发育迟缓，智力低下，平均寿命较短。值得注意的是，随着母亲年龄的增大，产儿得唐氏综合征的概率明显上升，从 1/1 000 到 1/50（图 5-20）。

5-10 染色体畸变的更多实例

三、DNA 重组

1. DNA 重组的主要类型

DNA 重组是自然界中遗传物质改变的一个大类别，其特点是已有的遗传信息发生重排，即或大或小的一段 DNA 序列的重新排列，从而导致表型的变化。DNA 重组通常

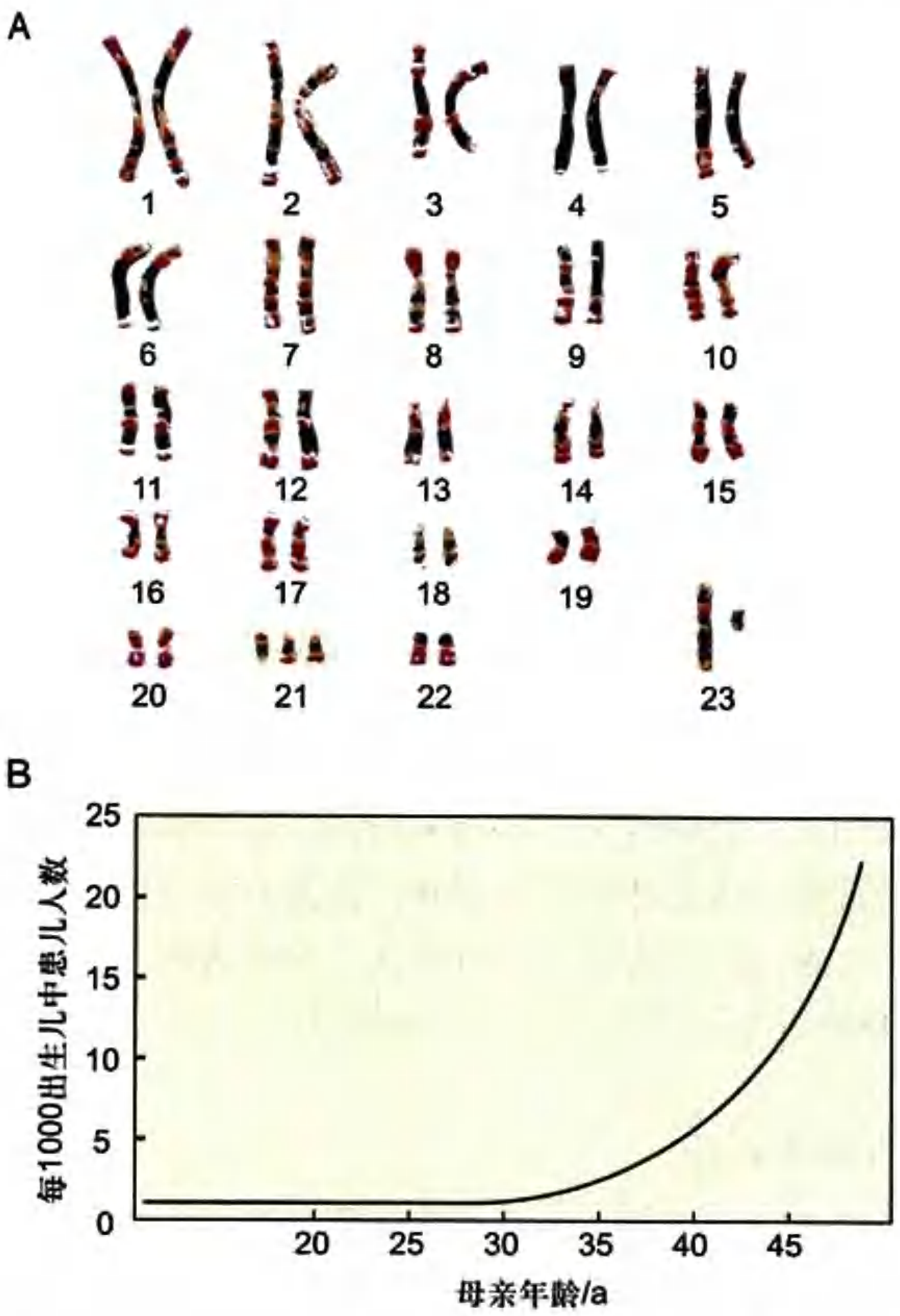


图5-20 唐氏综合征 A. 染色体图。B. 出生儿得病率和母亲年龄关系。

表5-3　DNA重组的类型

DNA 重组类型	DNA 序列	蛋白质因子	其他特点	举　例
同源重组	同源区较长，20～40 bp 或更长	无碱基序列特异性，如 *E. coli* 的 RecA 蛋白		① 真核细胞减数分裂时，同源染色体之间的基因重组 ② 细菌的接合、转化、转导
位点专一性重组	同源区较短，15 bp 或更短	有碱基序列特异性，或称位点专一性		λ 噬菌体通过 *att* 位点转移 *bio* 基因和 *gal* 基因给大肠杆菌
转座重组	有专门的转座子序列	有转座酶等蛋白质参与		玉米转座子
特殊重组	短的同源序列	RAG1,2 蛋白	包含特殊的剪切、修补、连接和插入碱基的过程	免疫球蛋白基因成熟过程

涉及序列的同源性和相关的蛋白质因子。基于这两种必要成分的不同性质和不同运作机制，可以把 DNA 重组分为 4 种类型（表 5-3）。

2. DNA 重组的生物学意义

如果说，基因突变和染色体畸变，更多地使人联想到由正常表型向不正常表型的转变，由生理状态向病理状态的转变，那么 DNA 重组则更多地作为正常的生理状况而大量存在于生命活动中。例如，进行有性生殖的真核生物，在配子形成阶段必须经过细胞的减数分裂；而减数分裂过程中，同源染色体之间的重组是经常地大量地发生的。这正是有性生殖产生的后代，基因组合得以多样化，从而对环境的适应能力大为增强的重要机制（参见本书第三章中减数分裂部分）。大自然中各种原核生物，大肠杆菌、沙门氏菌等，也正是通过接合、转化、转导等方式使整个种群的适应能力得以增强。

3. 转座重组有一定的普遍性

McClintock 在对玉米籽粒颜色斑纹进行长期深入研究的基础上，于 1951 年提出了转座子概念（图 5-21）。这个概念对于当时的遗传学家来说，显然是过于超前而难以被接受的。经历几代人的努力，才建立起基因的染色体学说，人们正热衷于在染色体上为一个个基因定位，又怎么能接受基因可以在染色体上“跑来跑去”的说法？后来，转座现象陆续在细菌、酵母、果蝇中被证实，人们才逐渐认识到，作为 DNA 重组的一种类型，转座现象普遍存在于生物界中。通过转座形成大片段插入，引起缺失、倒位，均可能造成新的变异，形成重新组合的基因组。这些新的变异或基因组重新组合，给生物适应性和生物进化带来新的机会。

4. 免疫球蛋白基因成熟过程中的特殊重组

免疫球蛋白可变区的蛋白质结构变化多端，使得人体的免疫球蛋白结构多种多样，得以应对大自然中成千上万种不同结构的抗原物质的侵袭。决定免疫球蛋白可变区蛋

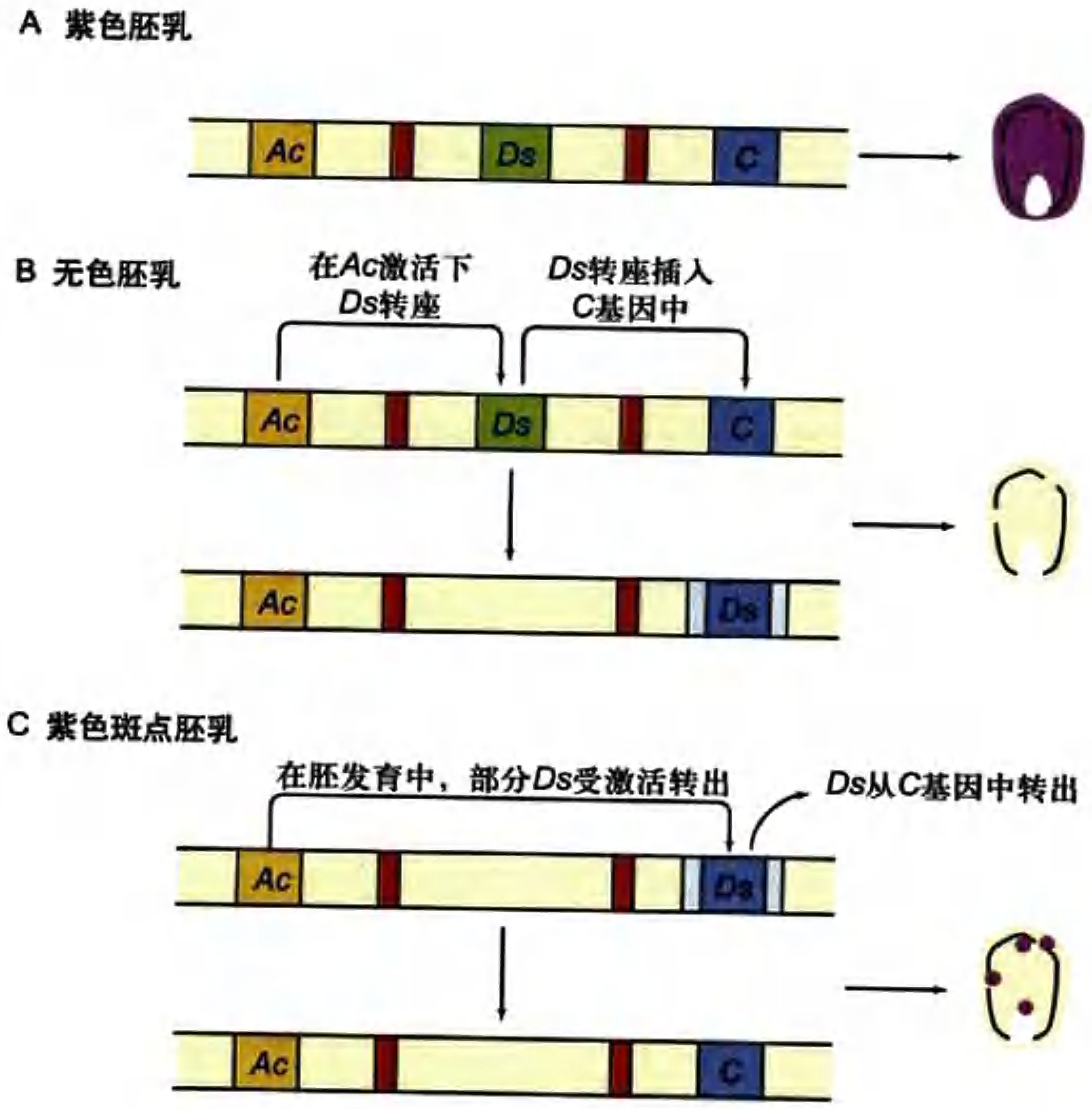


图5-21 玉米转座子 A. *C*基因正常表达产生紫色色素。B. *Ds*转座插入，使*C*基因失活，不能产生紫色色素。C. 部分*Ds*转出，*C*基因恢复正常，产生紫色斑点。

白质结构多样性的谜底，正是在于编码该蛋白的基因在成熟过程中所经历的特殊重组。重组的结果使得 *VJC* 区（或 *VDJC* 区）可形成多种格局的 DNA 序列组合，从而可能编码出许多种蛋白质结构。特殊重组的细节尚未完全弄清楚，但是从图 5-22 所示，已经可以看到特殊重组的粗略过程。

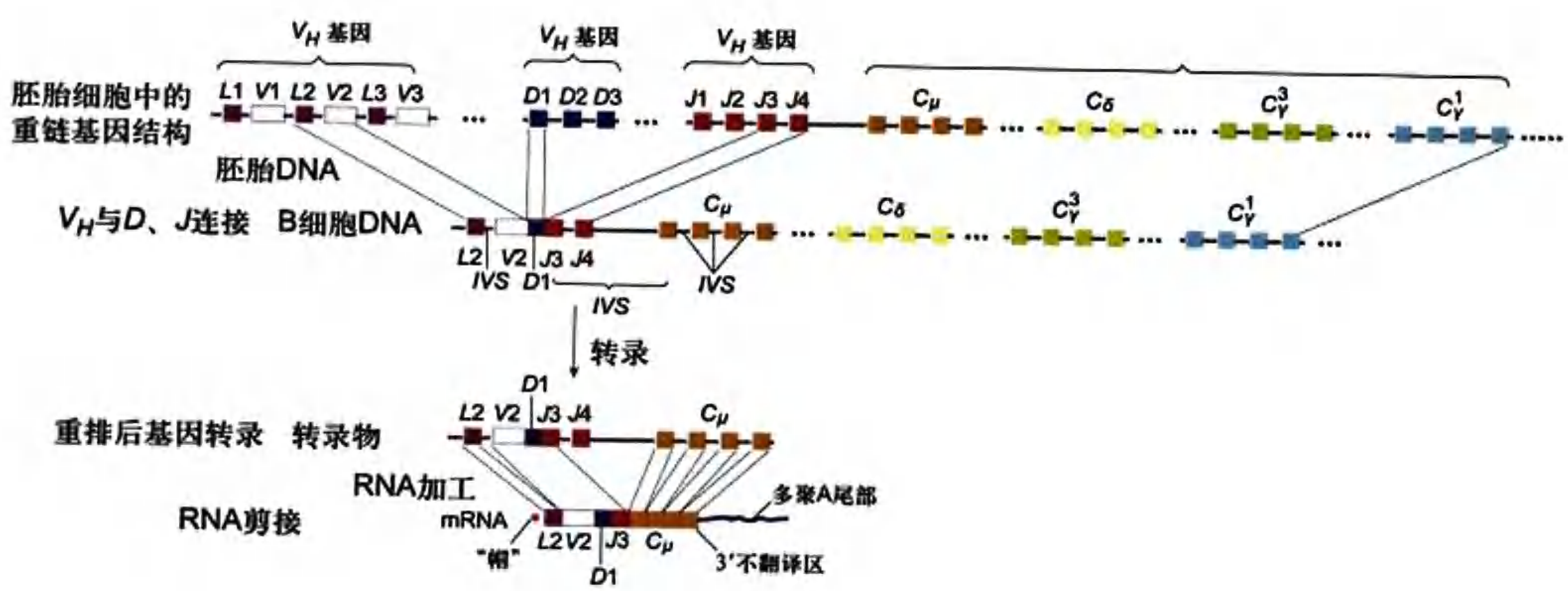


图5-22 小鼠免疫球蛋白重链基因的*V*－*D*－*J*重排

第三节 基因工程

一、基因工程产生的理论基础和技术基础

基因工程（genetic engineering）就是人类根据一定的目的，对DNA分子进行体外加工操作后，再引入受体生物，通过改变遗传物质的结构来改变后者的遗传特性。这是一种分子水平的生物工程技术。基因工程在定向地产生生物新类型或治疗遗传疾病等方面，有广阔的应用前景。

确立DNA分子是遗传信息的载体，遗传密码的破译，以及中心法则的提出，都为基因工程的产生奠定了理论基础。基因工程的出现，还需要技术基础。

一般认为，DNA限制性内切酶和DNA连接酶的发现，是基因工程的重要技术基础。1962年阿伯（Arber）发现大肠杆菌对外来侵入的DNA有限制作用，提出菌体内可能有一种对外来的DNA起切割、分解作用的酶的观点，1968年史密斯（Smith）分离出第一个内切酶。应用内切酶切割SV40病毒的DNA，于1971年获得了第一个DNA的内切图谱。与此同时，1966年魏斯（Weiss）等又发现了DNA连接酶，使得DNA片段之间的连接成为可能。于是，1972年，伯格（Berg）等人用这两种酶成功地进行了λ噬菌体与SV40病毒DNA的体外拼接。编码胰岛素和干扰素的DNA分别经过体外拼接，导入大肠杆菌中，在大肠杆菌中合成胰岛素或干扰素，都在1977年获得成功。于是，基因工程正式宣告问世。

二、限制性内切酶和基因工程载体

1. 限制性内切酶

限制性内切酶（restriction endonuclease）是基因工程中最重要的工具酶，主要来源于原核生物。这类酶能够识别DNA分子上的特定碱基序列，并在特定的位点将DNA分子切割开。限制性内切酶所识别并切割的特定碱基序列，通常具有回文序列（palindrome）的特点。（例如，Madam，I am Adam，这句话倒过来读，是一样的。参看图5-23中，限制性内切酶专一识别和切割位点的6个核苷酸序列，若分别从DNA两条链的5′端或3′端读，是一样的。）

限制性内切酶的切口有两类：有些限制性内切酶，如*Hpa* Ⅰ，切割后得到的切口是平的，称为平末端（blunt end）；有些限制性内切酶，例如*Eco*R Ⅰ，切开后两端各留下一个可互补的尾巴，称为黏性末端（sticky end），因为，在合适的条件下，两个互补的尾巴可重新形成氢键，黏合到一起（图5-23）。

利用众多的限制性内切酶，我们可以在体外对DNA片段进行不同的剪切。若是用同种限制性内切酶，则为目的基因和载体DNA的连接带来方便，两者的黏性末端容易黏在一起，然后利用连接酶把目的DNA片段和载体拼接起来。

2. 基因工程载体

基因工程载体是基因工程中作为外源基因运载体的DNA片段。利用它们可以把外源基因转运到宿主细胞中去，进行复制和表达。作为基因工程克隆载体，应有以下基本特点：① 在宿主细胞中能独立自主地复制。② 携带易于筛选的选择标记。③ 含

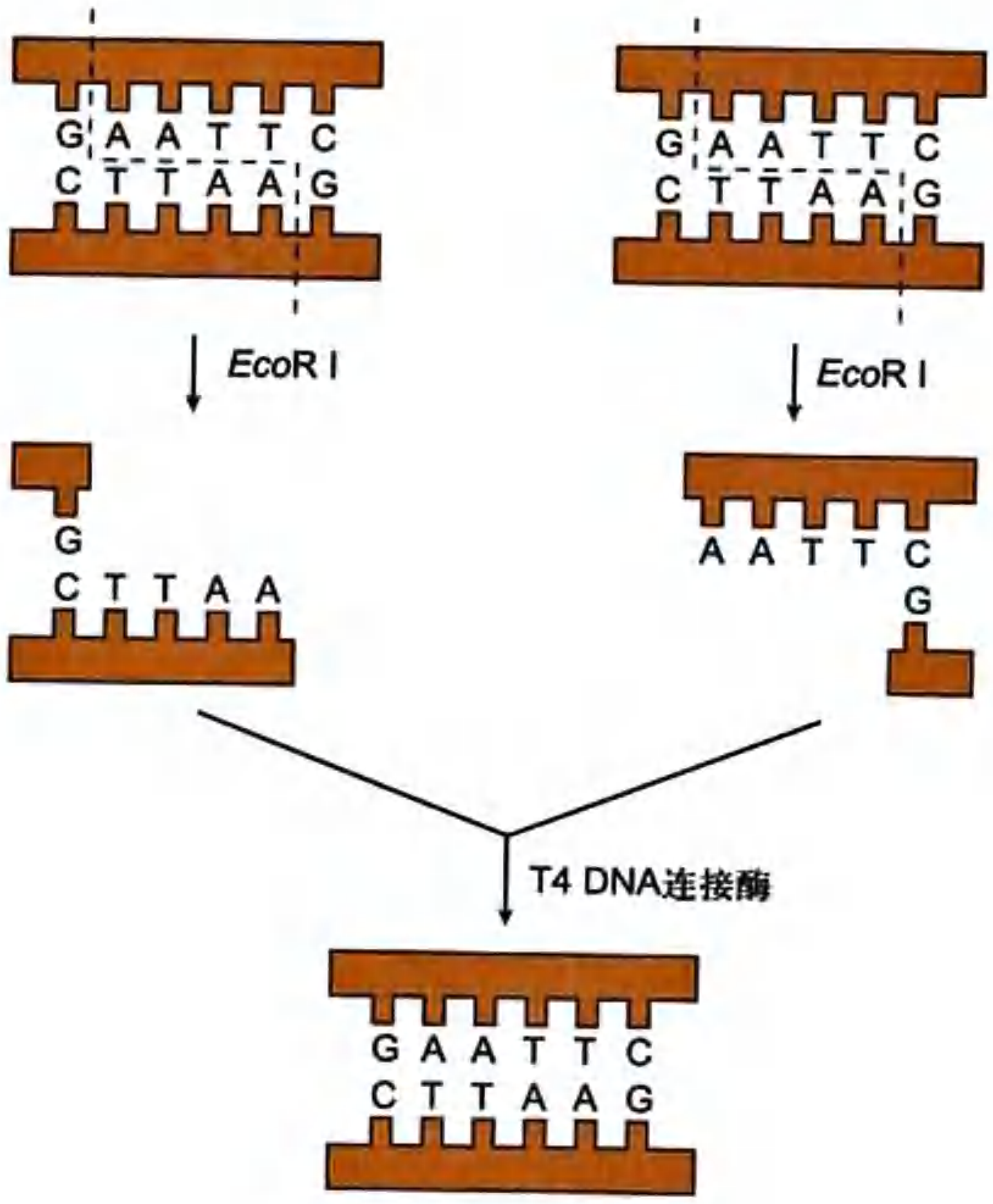


图5-23 限制性内切酶*Eco*R Ⅰ的切割位点 示黏性末端。

有多种限制性内切酶的单一识别序列。④ 除必要序列外，载体要尽可能小，便于导入细胞和进行繁殖。⑤ 使用安全。

基因工程载体种类的研究发展得很快，主要有质粒、噬菌体、柯斯质粒、病毒载体以及酵母人工染色体等。

（1）质粒载体

质粒是指细菌、酵母菌、放线菌等生物中染色体以外的双链闭合环状 DNA 分子，大小为 1 ～ 200 kb，能独立于染色体外进行自我复制（图 5-24）。质粒在宿主细胞中是可多拷贝的。有的质粒只含 1 ～ 4 个拷贝，称为低拷贝数的严紧型复制控制质粒；有的质粒含拷贝数可高达几十、几百个，称为高拷贝数的松弛型复制控制质粒。外源的目的 DNA 片段可通过限制性酶切位点连在质粒载体上，随着质粒的复制而扩增。

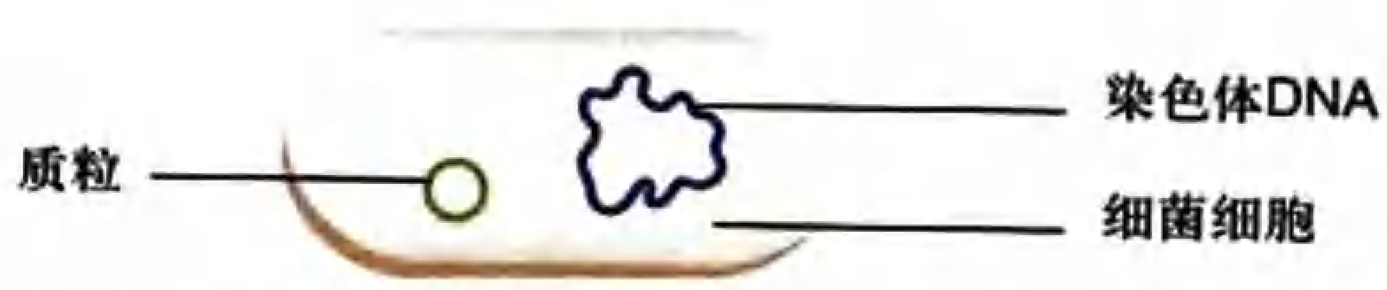


图5-24 质粒是某些种类细胞中独立于染色体外的可以复制的环状DNA分子

pBR322 是常用的质粒载体，它全长 4 363 bp，其上排列着一个复制起始位点（*ori*），两个抗性基因（抗四环素基因 tet^r 和抗氨苄青霉素基因 amp^r）可用于筛选，还有多种限制性内切酶的单一识别序列（图 5-25）。

（2）噬菌体载体

噬菌体是一类细菌病毒，在基因工程中可将较大的目的基因连在噬菌体 DNA 分子上，在体外包装产生感染性很高的噬菌体颗粒，感染宿主细菌后，随着噬菌体的繁殖而

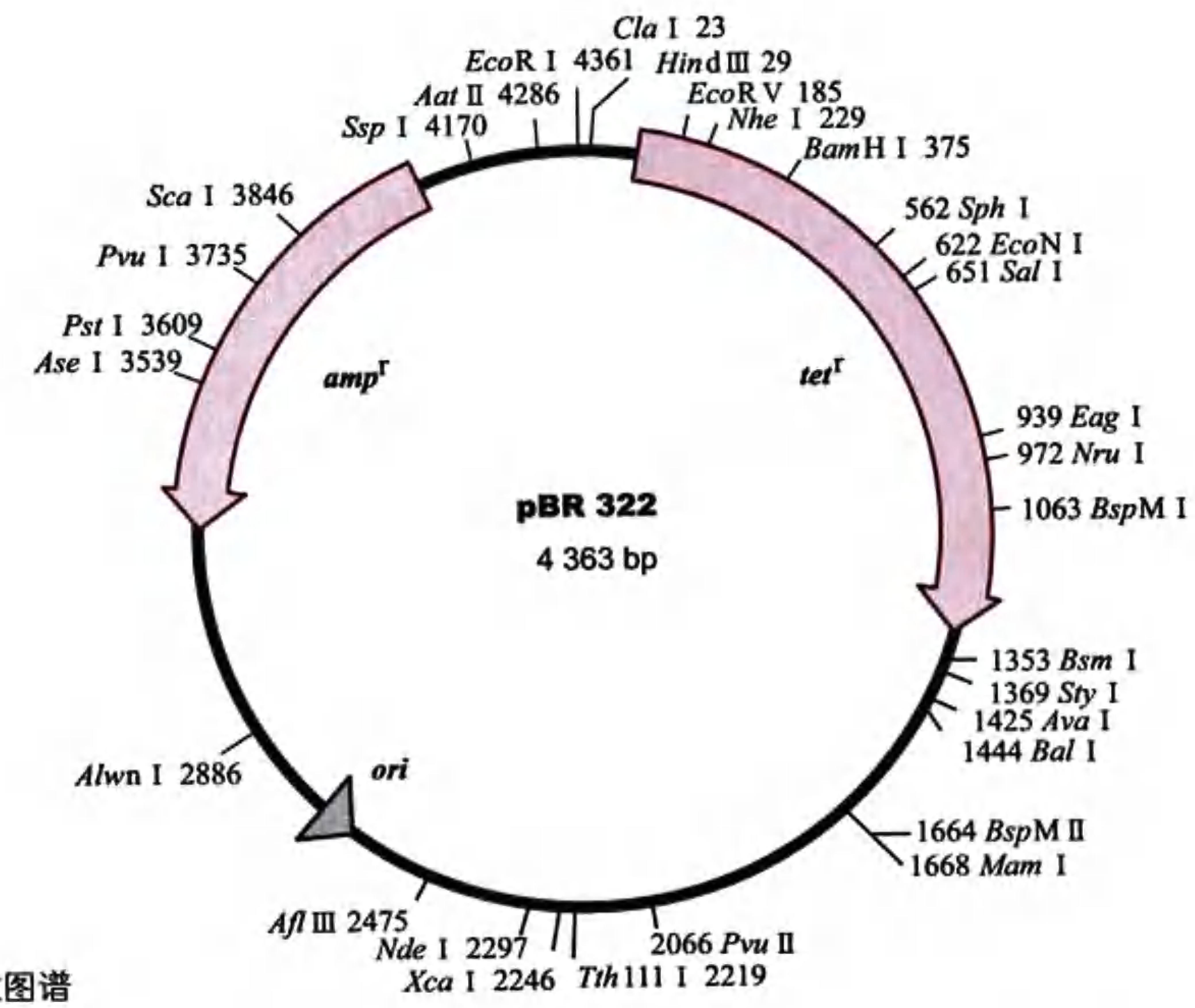


图5-25　pBR322质粒图谱

扩增。例如，常用的感染大肠杆菌的 λ 噬菌体，可携带的外源 DNA 片段为 15 ～ 20 kb。

（3）柯斯质粒载体

柯斯质粒是含有 λ 噬菌体 DNA 黏性末端 12 个核苷酸序列（cos 序列）和质粒复制子的质粒载体，兼具 λ 噬菌体载体和质粒载体两方面的优点。既可以在体外包装成噬菌体颗粒，高效地转导至大肠杆菌宿主细胞，又能够在宿主细胞中像质粒 DNA 一样复制。柯斯质粒克隆体系可以有效地用于克隆较大片段的 DNA 分子（约 40 kb 大小）。

（4）动物病毒载体

动物病毒载体是利用能感染动物细胞的病毒改造成的。一般都把细菌质粒复制起始序列放置其中，使载体及其携带的外来序列也能方便地在细菌中繁殖和克隆，然后再引入真核细胞。目前病毒载体常用的有来自猴肾病毒 SV40、反转录病毒和昆虫杆状病毒等。

（5）YAC 载体

酵母人工染色体（YAC）是容量更大的载体，可插入长度达 200 ～ 500 kb 的外源 DNA。YAC 含有酵母染色体端粒、着丝点及复制起始点等功能序列，可导入酵母细胞，随细胞分裂周期复制增殖。

三、基因工程的基本操作

基因工程一般要经历 5 个基本步骤：① 获取目的基因。② 目的基因和载体 DNA 在体外连接（重组）。③ 将重组的 DNA 分子引入合适的宿主细胞内。④ 选择、筛选含目的基因的克隆。⑤ 培养、观察目的基因的表达（图 5-26）。

（一）目的基因的获得

目的基因即人们所需要的特定基因，如植物的抗病基因、人的胰岛素基因、微生物的固氮基因等。目的基因的获得主要有两条途径：一是人工合成，二是从生物基因

组 DNA 中直接分离得到。

1. 化学合成法

已知目的蛋白质的氨基酸序列，根据遗传密码子，推测出相应的 mRNA 序列，然后按照碱基互补配对原则，推测出它的 DNA 序列，再通过化学的方法，以单核苷酸为原料，合成目的基因。化学合成法一般只能合成 150 ～ 200 bp。

2. 从生物基因组 DNA 中直接分离得到

基因文库（gene library）是指某一生物体全套基因组 DNA 序列的随机克隆群（常用生物物种的基因文库可购买到）。从基因文库中直接分离目的基因，常用的有两种方法。

① 印迹法（blotting） 用 DNA 引物从大量 DNA 片段中“钓取”DNA 目的片段，又依据发明人的姓名，称为 Northern blotting。

② PCR 法 即聚合酶链反应法。其原理和 DNA 在细胞内的复制过程类似。模板、DNA 聚合酶、引物及 4 种脱氧核糖核苷酸是 PCR 反应必备的 4 个成分。以人工合成的与目的基因两条链的 3′ 端互补的两条 DNA 小片段为引物，以经酶切的全套基因组为模板，以 4 种脱氧核糖核苷酸为原料，利用 DNA 聚合酶（通常使用耐高温的 *Taq* DNA 聚合酶）在体外选择性地快速扩增目的基因的 DNA 片段。

（二）目的基因与载体 DNA 在体外连接——构建重组 DNA

用同一种限制性内切酶分别切割载体（如质粒）DNA 和目的基因，在合适的条件下，载体质粒的黏性末端与目的基因黏性末端因碱基互补配对而结合，再经适量的 DNA 连接酶作用，就形成了重组 DNA 分子。

（三）将重组 DNA 分子导入受体（宿主）细胞

基因工程中常用的受体细胞有大肠杆菌、枯草杆菌、土壤农杆菌、酵母菌和动植物细胞等。重组 DNA 分子导入受体细胞的方法包括：转化和转导（常用于细菌和酵母），显微注射和电穿孔（常用于动植物细胞）等等。在转化实验中如果载体是质粒，受体细胞是细菌，细菌的感受性很重要，一般是将细菌用氯化钙处理，以增大细菌细胞壁的通透性，提高细胞的感受性，使含有目的基因的重组质粒易于进入受体细胞。目的基因导入受体细胞后，就可以随着受体细

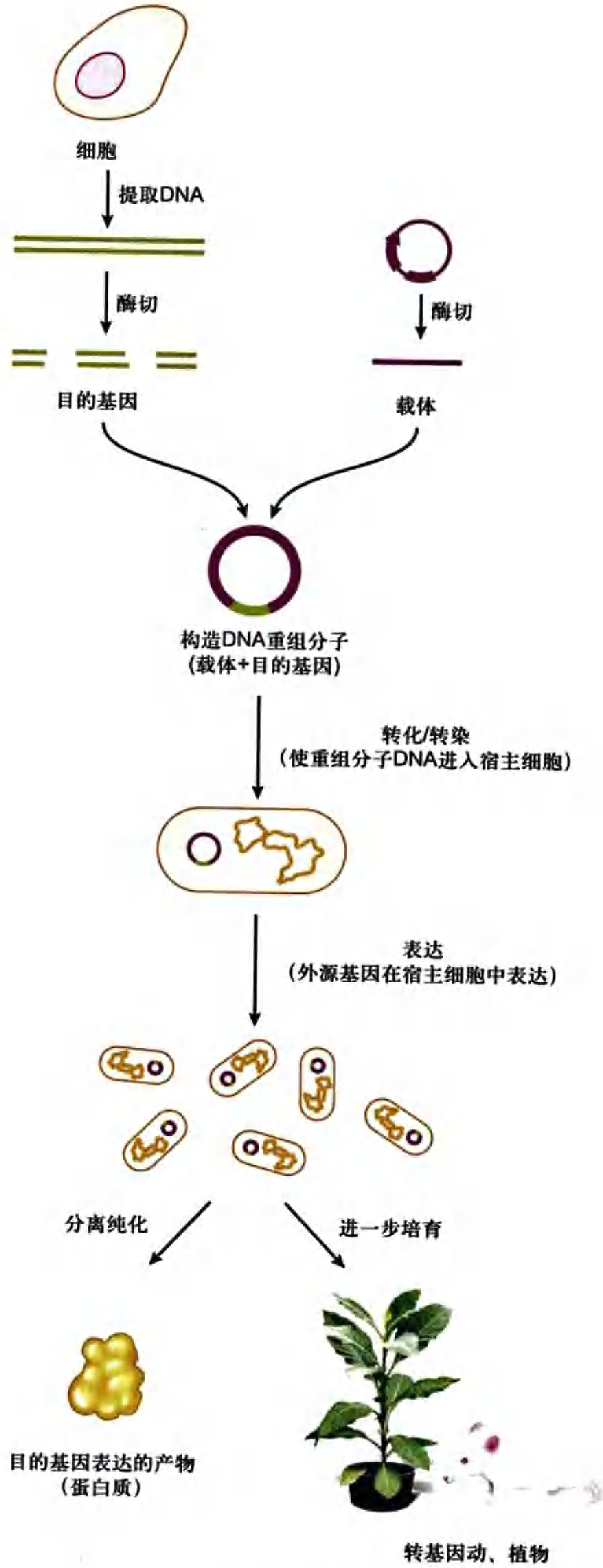


图5-26 基因工程的基本步骤

胞的繁殖而复制和表达。

(四)目的基因的表达和检测

通过一定的手段对受体细胞中是否导入了目的基因进行检测。检测的方法有多种，通常是根据载体的特征或目的基因的特征。如 pBR322 质粒具有氨苄青霉素抗性基因，根据受体细胞是否具有青霉素抗性来判断受体细胞是否获得了重组 pBR322 质粒及其所携带的目的基因。若已经获得目的蛋白对应的抗体，则可利用特异性的抗体来检测基因产物，从而筛选阳性克隆。

(五)培养、观察

该过程是看目的基因能否在新的宿主细胞中定居下来，自我复制和表达，并稳定传代。例如，最初做抗虫棉试验时，虽然已经检测出棉花的植株中含有抗虫的基因，但让棉铃虫食用叶片时，棉铃虫并没有被杀死，抗虫基因没有效果。对棉植株中的抗虫基因进行修饰后，让抗虫基因在棉植株中得到有效表达，再让棉铃虫食用棉的叶片，结果食用后的第二天棉铃虫就中毒死亡了。

四、基因工程的应用

基因工程的应用已渗透到很多领域，如医药、农业、化工等等。

1. 基因工程药物

很多蛋白质和多肽类药物，是从动、植物材料中直接提取得来的，由于含量的稀少和提取工艺的复杂，使得这些产品的价格相当昂贵。例如，生长激素释放抑制素，用常规方法要 10 万只羊的下丘脑才能获得 1 mg，若用基因工程技术，通过大肠杆菌生产，就容易和便宜得多。目前，用基因工程生产的蛋白质类药物已达数十种，如人胰岛素、血细胞凝集素等，广泛应用于治疗糖尿病、贫血、癌症、肝炎、发育不良和一些遗传疾病上，起到了良好的效果。还有近千种药物在研发中。

2. 转基因动、植物

用基因工程的方法将某些目的基因转移到动、植物的基因组中，使之稳定遗传并赋予动、植物新的特性，如抗虫、抗病、高产或生产药物等。

在转基因小鼠实验成功后，对转基因动物的研究广为开展。很多研究集中于把一些有药物作用的蛋白质和多肽的基因，转入牛、羊等产乳家畜体内，试图从牛奶、羊奶中方便地得到这类药物。这样，母牛(羊)的乳房就成为生产蛋白质/多肽类药物的反应器。这类工作还处于研发阶段。



图5-27 转基因烟草

5-11 Ti质粒和转基因植物

土壤农杆菌(*Agrobacterium tumerfaciens*)所携带的 Ti 质粒(即诱瘤质粒，tumor-inducing plasmid)被用作载体以后，植物基因工程得以快速发展。很多转基因作物已经产业化，并投放市场。这些转基因作物在提高产量、降低农药的使用、减少劳动力方面表现出很大优势。在美国约有 60% 加工食品采用转基因原料。我国已有柿子椒、西红柿、烟草(图 5-27)等转基因产品上市。我国最大宗的转基因作物是棉花，其

DNA 序列分析

DNA 核苷酸序列分析法，是在核酸的酶学和生物化学基础上创立并发展起来的一门重要的 DNA 技术。这门技术，对于从分子水平上研究基因的结构与功能的关系，以及克隆 DNA 片段的操作方面，都有着十分广泛的应用价值。以下简单扼要地介绍两种传统的 DNA 序列分析法。

1. Sanger 双脱氧链终止法

这是由英国剑桥分子生物学实验室的生物化学家 Sanger 等人于 1977 年发明的一种 DNA 测序法（图 1）。这种方法主要是利用 DNA 聚合酶的两种酶催化反应特性：第一，DNA 聚合酶能够利用单链的 DNA 作模板，合成出准确的 DNA 互补链；第二，DNA 聚合酶能够利用 2′，3′－双脱氧核苷三磷酸作底物，使之掺入到寡核苷酸链的 3′ 末端，从而终止 DNA 链的生长。

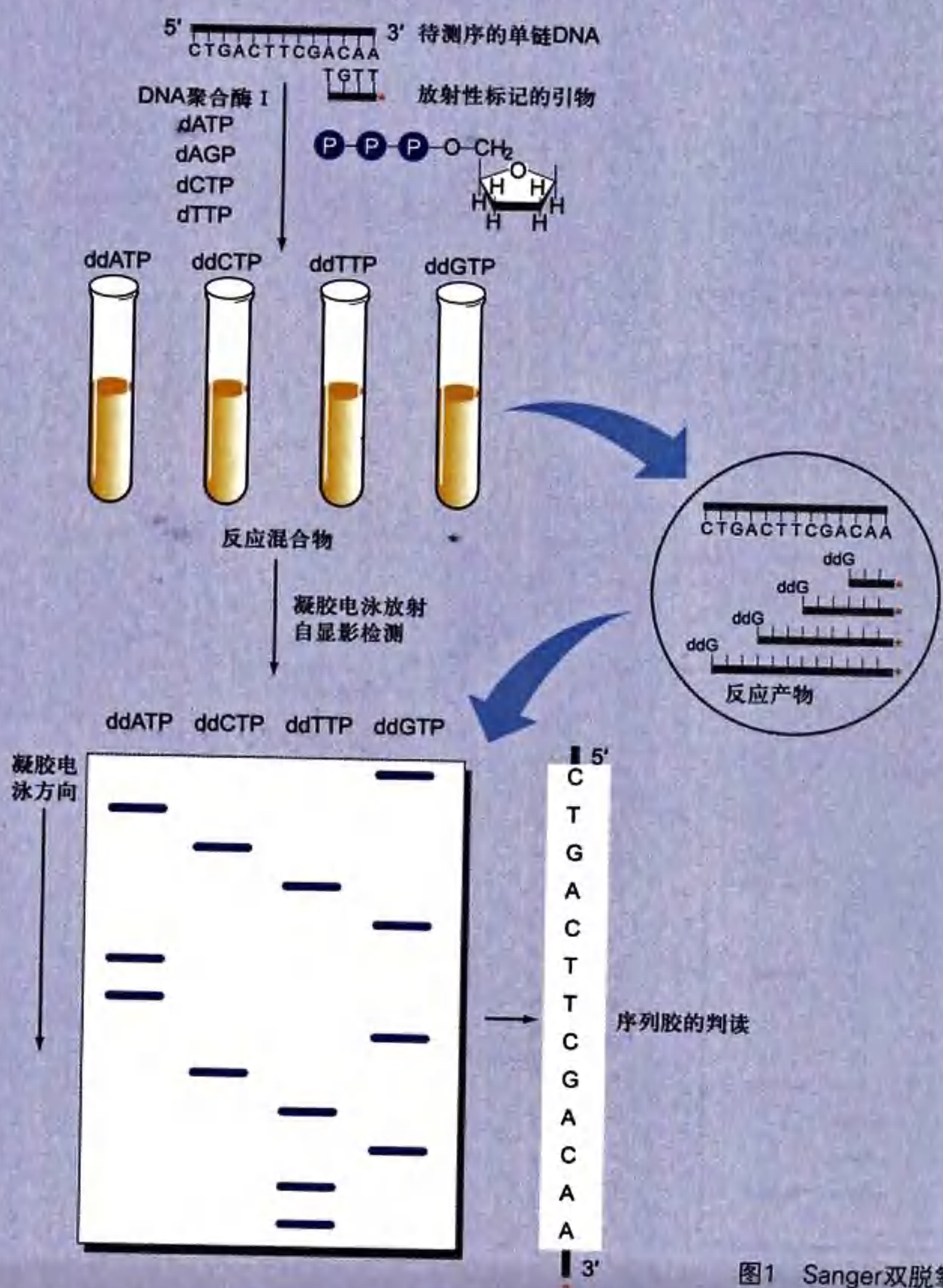


图1　Sanger双脱氧终止DNA序列分析法原理

由上述原理可知，如果在同一个反应试管中，同时加入一种引物和模板、DNA 聚合酶Ⅰ、2′，3′－双脱氧胸腺嘧啶核苷三磷酸（ddTTP）、脱氧胸腺嘧啶核苷酸（dTTP）以及其他 3 种脱氧核苷酸（dATP、dGTP、dCTP），而其中有一种是带放射性标记（如 ^{32}P）的，经适当温育后，将产生不同长度的 DNA 片段混合物。该混合物中的 DNA 片段都具有同样的 5′ 末端，并在 3′ 末端的 ddTTP 处终止。同理，使用相应于其他核苷酸的抑制物（ddATP、ddGTP 和 ddCTP），并分别在不同反应管中温育，然后将 4 管反应物平行加到同一变性凝胶上作电泳分离，最后再通过放射自显影，检测 DNA 片段的放射性带，结果就可以从放射性 X 线底片上，直接读出 DNA 的核苷酸顺序。

2. Maxam–Gilbert 化学修饰法

化学修饰法是由美国哈佛大学的 Maxam 和 Gilbert 发明的。其基本原理是，用化学试剂处理末端具放射性标记的 DNA 片段（可以是双链的，也可以是单链的），造成碱基的特异性切割。由此产生的一组具有各种不同长度的 DNA 链的反应混合物，经凝胶电泳按大小分离和放射自显影之后，便可根据 X 线底片上所显现的相应谱带，直接读出待测 DNA 片段的核苷酸顺序（图 2）。

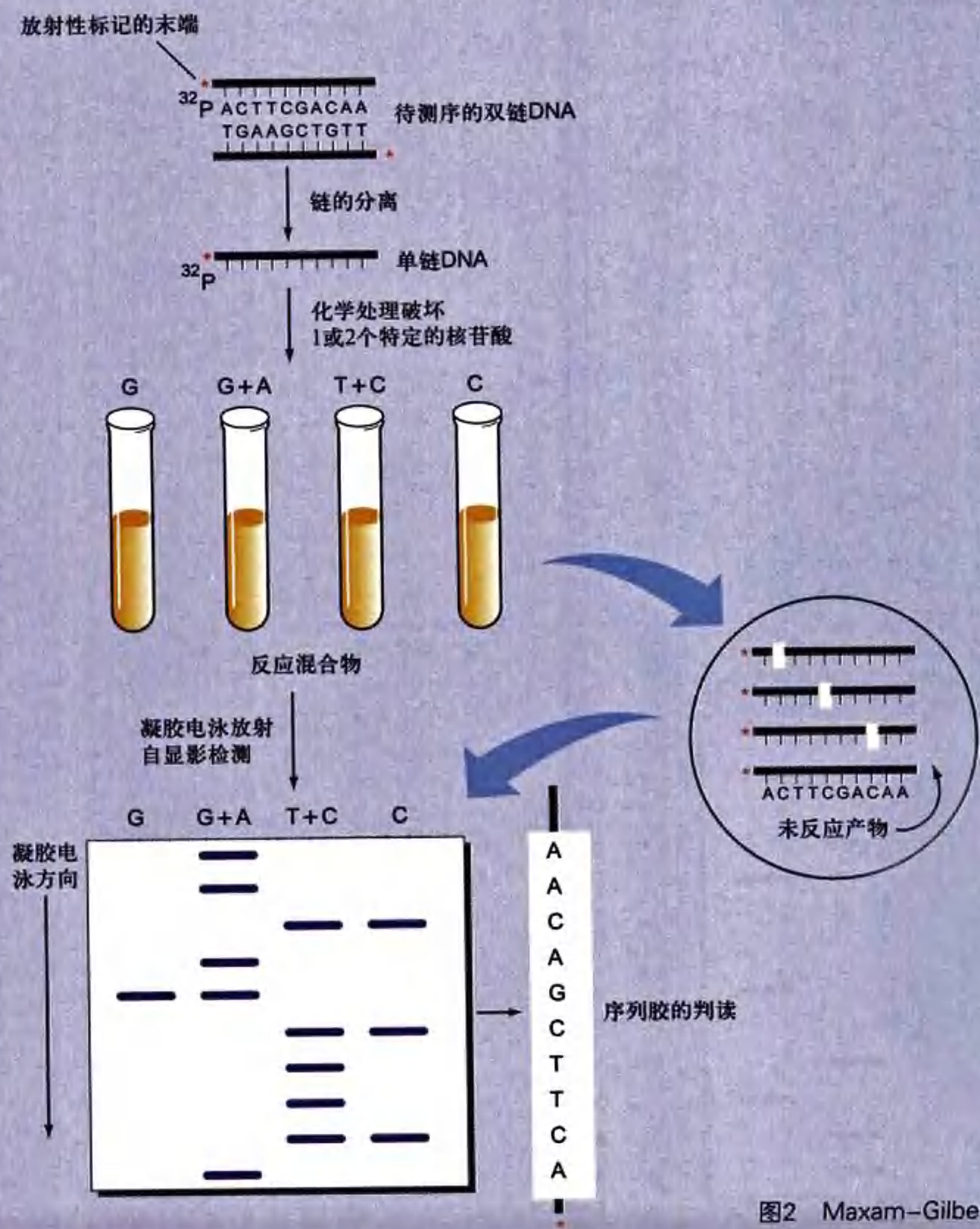


图2　Maxam–Gilbert化学修饰DNA测序法原理

产量已达总产量的 1/3。随着转基因产品推广，对转基因产品安全性的质疑也提了出来，成为公众关注的焦点。本书的第九章生物伦理部分还会谈及。

3. 基因治疗

很多疾病是由基因异常引起的，通过纠正缺陷基因可达到治疗目的。第一个基因治疗病例是 1990 年在美国进行的。当时，两个 4 岁和 9 岁的小女孩由于体内腺苷脱氨酶缺乏而患了严重的综合免疫缺陷征，经基因治疗后取得了很好的疗效。1991 年，我国首例 B 型血友病的基因治疗临床实验也报道成功。

目前常用的基因治疗方法有两种：一是将受体细胞在体外培养，导入外源基因后，再把重组的受体细胞回输患者体内，让外源基因表达以改善患者症状。这是目前基因治疗普遍采用的方法，称为体外法。二是将外源 DNA 直接注射至机体内，可直接注射 DNA，也可以包裹在脂质体内注射，使其在体内转录、表达而发挥治疗作用，称为体内法。

基因治疗是非常复杂、高难度的系统工程，目前的研究主要集中在免疫基因治疗、肿瘤抑制基因治疗和药物敏感基因治疗等方面。

4. 基因芯片

基因芯片技术是指将大量核酸探针分子固定于支持物上，然后与标记的样品分子进行杂交，通过检测每个探针分子的杂交信号强度，进而获取样品分子的数量和序列信息。它具有快速、高通量、高准确性的特性。基因芯片技术可以应用在基因表达检测、突变检测、基因组多态性分析和基因文库作图以及杂交测序等方面。例如，利用基因芯片技术，已经对多种生物包括拟南芥、酵母及人的基因组表达情况进行了研究。现在全世界有十多家公司专门从事基因芯片的研究和开发工作，有越来越多成型的产品和设备问世（图 5–28）。

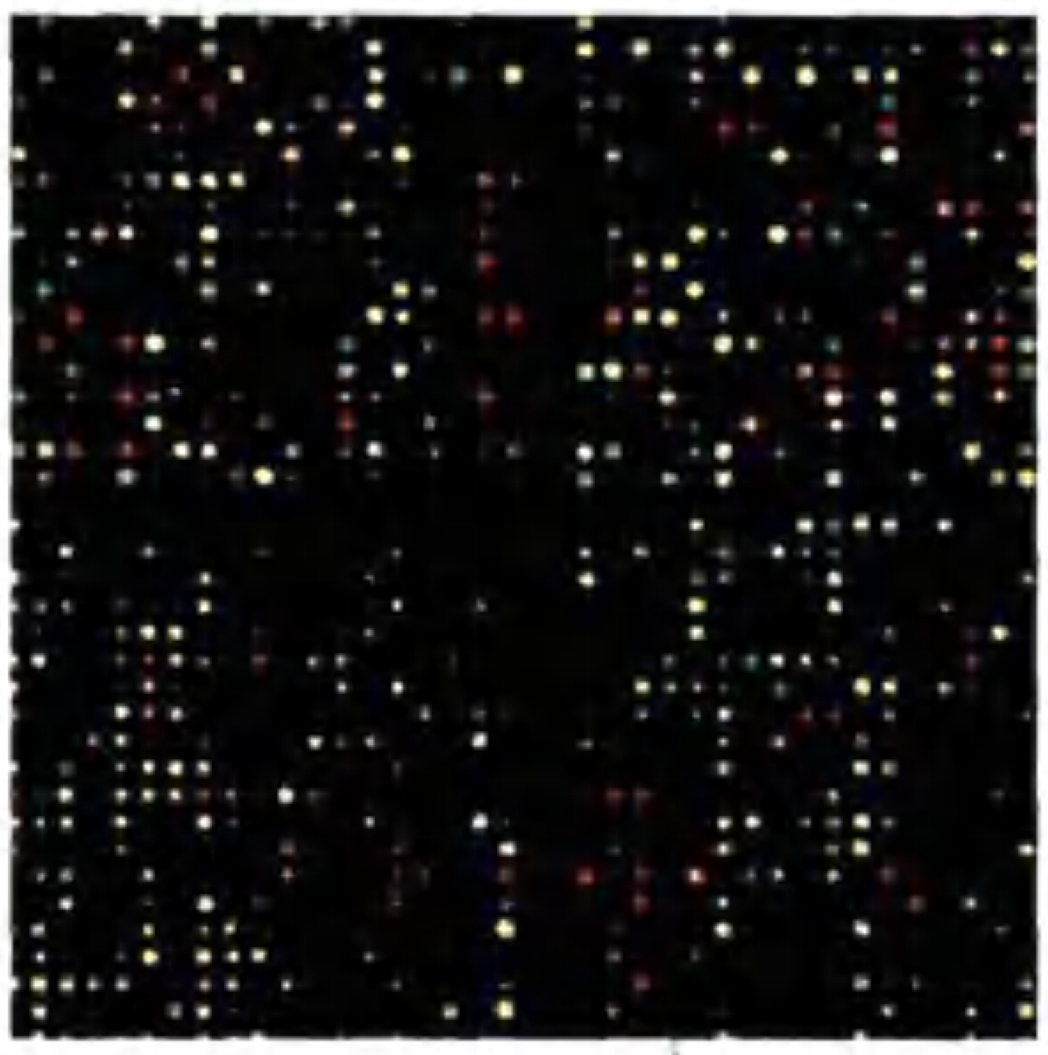


图5–28　基因芯片

第四节 基因组学

对每种生物来说，基因的总和，也就是携带遗传信息的遗传物质的总和，称为基因组（genome）。从整体的角度，对基因组的组成、结构、性质和功能进行综合研究，称为基因组学（genomics）。基因和基因组的概念，出现已有百余年，基因组学的提出

只是近十来年的事，具体来说，是在人类基因组计划（human genome project，HGP）完成前后。

一、人类基因组计划

1. HGP 的提出和实施

① HGP 的提出和启动　20 世纪 80 年代中期，一个方面是美国能源部（DOE）主持的学术会议提出，联系对环境中低剂量放射线致突变作用的监测研究，有必要获得人类完整的基因组序列作为可靠的参照物。另一个方面是美国国家卫生研究院（NIH）主持的学术会议上提出，为深入探索基因对于人类疾病的影响，有必要获得人类基因组的完整 DNA 序列。

在政府机构、学术团体和众多科学家建议下，在美国国会批准拨款后，人类基因组计划于 1990 年正式启动。在美国由 DOE 和 NIH 联合组成国家人类基因组研究中心（NCHGR）。

人类基因组计划很快扩展成为世界范围的科研大协作项目，有 6 个国家 16 个研究单位参加。中国作为该研究计划成员之一，承接并完成了相应的测序任务。

② HGP 的目标　人类细胞中的遗传物质主要位于细胞核内，还有很小一部分在线粒体中。所以，严整的说法应该是，人类基因组包含核基因组和线粒体基因组两个部分。目前，人类基因组计划的主要目标是完成人类核基因组的全部 DNA 测序，大约 3×10^9 bp 的 DNA 总序列。人的体细胞是 $2n$ 的，在有丝分裂时，出现 46 条染色体，实际是 22 对常染色体，和两条性染色体（男性为 X 和 Y，女性为两条 X）。每对常染色体均由碱基序列大致相似的两条同源染色体组成。所以 DNA 测序只需测其中一条同源染色体即可。总之，3×10^9 bp 的全基因组 DNA 总序列，涵盖了 22 条常染色体和 X、Y 染色体各一条，即总共 24 条染色体。最初预计用 15 年时间，即至 2005 年完成。

2. HGP 的工作内容

人的 24 条染色体，各含一条 DNA 大分子长链，在多种蛋白质帮助下，盘绕折叠而成。这 24 条 DNA 大分子长链，最长的 DNA 分子含 250 Mb（Mb，megabase，百万碱基），最短的也有 55 Mb。然而，目前的 DNA 测序技术，每次仅能读取不到 1 000 bp 长度的 DNA 片段。可见，要把 DNA 大分子打断为几万至几十万个片段，分别测序，然后拼接组装起来。

为保证正确组装，必须先在 DNA 大分子中找到一批标记，用作拼接组装时的参照物。所以，整个基因组测序工作是一项浩繁的系统工程，其中，标记作图是前提，测序技术是基础，序列组装则是总结。

（1）标记作图

依据作图方法可区分为遗传作图和物理作图。采用遗传学分析方法将基因或其他 DNA 顺序标记标定在染色体上，称为遗传作图。遗传作图的基本方法是以杂交试验为基础的连锁分析，根据重组频率计算出两个基因或 DNA 标记之间在染色体上的相对距离。人类基因重组频率则只能通过家族系谱分析，借助统计学方法获得。

在遗传作图中，除了以基因作为标记外，还有几种 DNA 标记。这些 DNA 标记也应是等位成员，即可以在同源染色体的基因重组中被检测出来。DNA 标记有 3 种类型：

① 限制性片段长度多态性（restriction fragment length polymorphisms，RFLP） 同源染色体同一区段 DNA 顺序的差异，当用限制酶处理时，可产生长度不同的限制性片段。这个区段可充当 DNA 标记。

② 简单序列长度多态性（simple sequence length polymorphisms，SSLP） 同源染色体同一区段所含重复顺序的重复次数不同，有两种类型的 SSLP 常用于作图。

● 小卫星序列（minisatellite）：又称可变串联重复（variable number of tandem repeats，VNTR），其重复单位长度为数十个核苷酸。

● 微卫星序列（microsatellite）：又称简单串联重复（simple tandem repeat，STR），重复单位长度为 1 ～ 6 个核苷酸，常由 10 ～ 50 个重复单位串联组成。人的 X 染色体平均每 300 ～ 500 kb 就有一个三核苷酸和一个四核苷酸微卫星序列。所以 SSLP 很适合作为作图标记。

③ 单核苷酸多态性（single nucleotide polymorphisms，SNP） 单个核苷酸的点突变造成 SNP。SNP 作为作图标记比 RFLP 有更多优点，突出地表现在 SNP 的数量极大。人基因组中位于基因内部的 SNP 超过 200 000 处，基因外部的更是基因内部的 10 倍以上。

（2）测序

DNA 测序技术有两大类：化学降解法和链终止法。

① 化学降解法（chemical degradation method） 使用化学试剂使 DNA 链在特定的核苷酸位点产生切口，经同位素标记，把许多切口数据收集在一起，可推断出 DNA 分子序列。

② 链终止法（the chain termination method） 取待测 DNA 分子的单链作为模板，酶法合成与它互补的多核苷酸链，新合成的多核苷酸链可以随机地终止反应，生成长度不等的新合成链，从而推断出待测链的核苷酸序列。

链终止法由于容易转变为仪器自动化测序，逐渐成为主流技术。可以分别标记 4 种核苷酸的荧光标记物的应用，以及用毛细管电泳取代丙烯酰胺凝胶电泳，使自动化测序渐趋成熟。

（3）组装

DNA 自动测序仪可以读出的序列，每次在 500 ～ 1 000 bp 之间。根据 1995 年完成的流感嗜血杆菌基因组测序的经验，对人类基因组来讲：如果能完成 7 000 万次测序，每次可以读 2 500 bp，大致给出 35 000 Mb 序列总长，相当于人类基因组总长的 10 倍；那么，其装配结果足以覆盖人类基因组总长的 99%。

但是，把 7 000 万次测序结果拼接组装在一起，是一件浩繁而又精细的事情。组装不是简单的“最后工序”，而是全部测序工程的整体方案的制定。包括：DNA 大分子断裂方式的选择，断裂后片段的克隆技术的进展，以及组装时数学工具和计算机程序使用等等（图 5-29）。

DNA 大分子断裂方式，一般认为有几大类：鸟枪法（shotgun approach），又称直接鸟枪法、指导鸟枪法（the directed shotgun approach）或克隆重叠法（clone-contig approach）。大分子 DNA 片段的克隆载体，先后发展出酵母人工染色体（yeast artificial chromosomes，YAC）、细菌人工染色体（bacterial artificial chromosome，BAC）和 P1 人工染色体（P1-derived artificial chromosome，PAC）等。其中，BAC 有较大容量，可克隆 300 kb 以上 DNA 片段，而且稳定性强，因而受到欢迎。

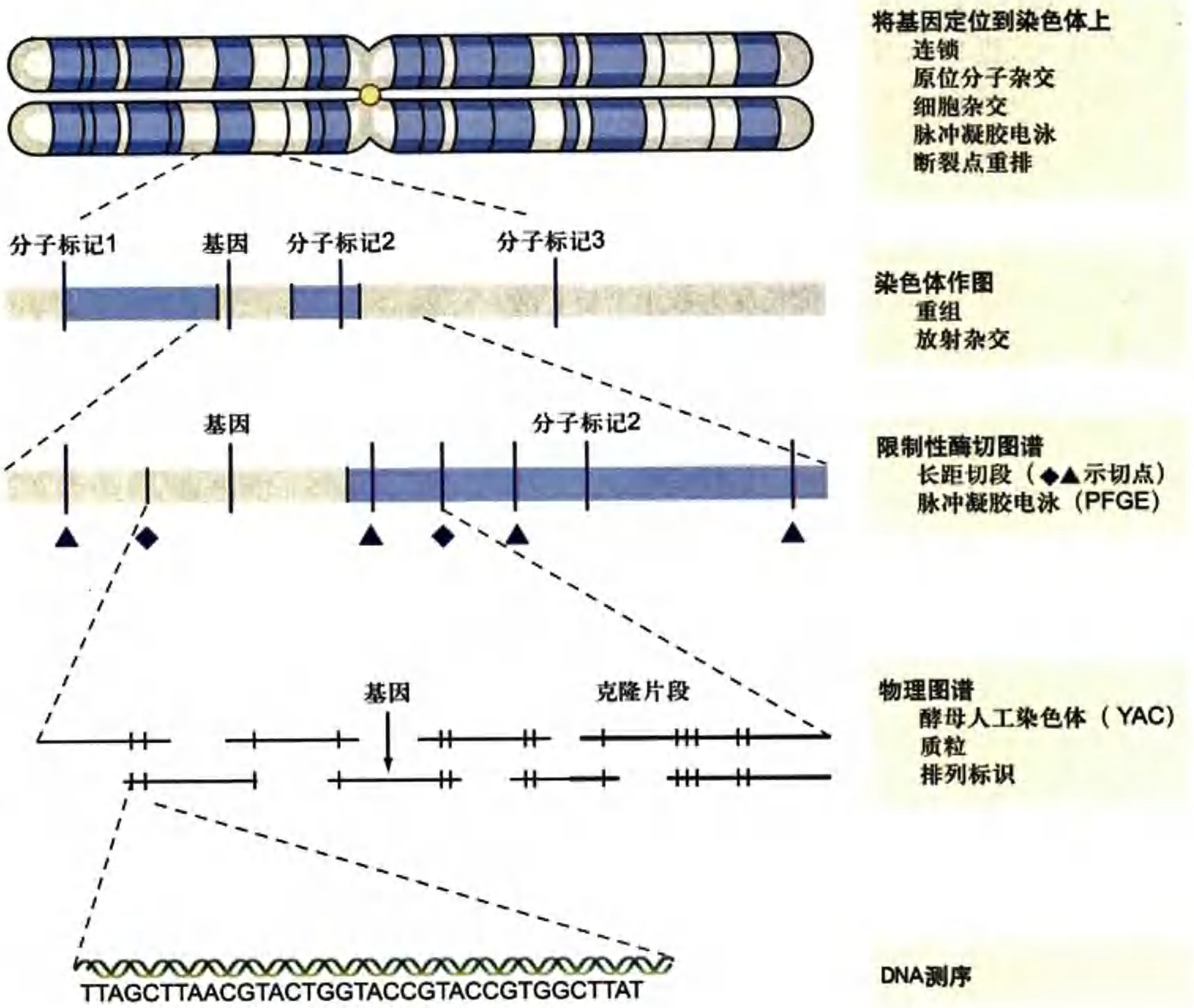


图5-29 不同分辨率基因组分析 DNA测序是基础，由此向上的各个分辨率水平，主要是运用各种技术方法所做的拼接。

3. HGP 的完成

5-12 一些生物的基因组数据

人类基因组计划于 1990 年启动后，大约在最初的 6 年时间里，主要精力放在人类基因图的绘制。同时，还启动了若干基因组大小较小的原核和真核物种的基因组测序，以便为人类基因组测序和组装积累经验。流感嗜血杆菌、酵母、大肠杆菌、线虫和果蝇的基因组序列先后于 1995、1996、1997、1998 和 2000 年完成。并且，与测序有关的技术方法也在不断取得长足改进，例如，BAC 和 PAC 克隆技术。

原美国国家人类基因组研究中心的重要成员文特尔（Wenter）等人脱离原研究机构，组建塞雷拉基因公司（Celera Genomics），并于 1999 年 9 月启动人类基因组测序研究。结果是，2000 年塞雷拉公司和国际人类基因组测序联合体差不多是同时宣布完成草图测序。这两个研究机构的论文于 2001 年分别发表在 2 月份出版的《自然》杂志和《科学》杂志上，标志着人类基因组测序工作的胜利完成。

二、基因组学的进一步发展

人类基因组计划催生一个崭新的学科——基因组学问世。在人类基因组计划完成之后，基因组学的研究内容大为扩展。

1. 对基因组的诠释

以人类基因组为例，完成 3×10^9 bp 的人类基因组全部 DNA 序列的测序。若以 ATGC 4 个英文字母代表 4 种碱基，以一般印刷规格每 10 cm 容纳 60 个字母计，3 亿个

碱基连接长度达 5 000 km，若排印成 100 万印刷符号的著作，可印出总数达 3 000 本书的一部大部头著作。问题在于这是 3 000 本“天书”，每一页都仅仅是 ATGC 4 个符号的交错连续排列，要读懂书里究竟写的是什么意思，就要花一番诠释的功夫。

例如，早期研究中，人们推测在人类基因组中，编码蛋白质的基因大约不足 3 万个，占总 DNA 序列的 5% 不到。现在，已有可能来辨别和推测，大约 3 万个编码基因位置在哪里，不编码蛋白质的 95% 序列究竟起什么作用，这些都是人们十分关心的问题。

诠释的工作进展很快。2006 年 10 月，人类第 1 号染色体，也是最后一条染色体的基因测序图宣告完成。第 1 号染色体共有 2.23×10^{8} bp，占人类基因组碱基对总量的 8% 左右。这次，把 3 141 个基因定位于第 1 号染色体上，其中大约有 1 000 个基因是新基因。这些基因可能与 350 种疾病有关，包括癌症、帕金森病、早老性痴呆症、孤独症等。

至此，人类全部 24 条染色体（22 条常染色体，加上 X 染色体和 Y 染色体）的基因测序图均已宣告完成，覆盖了人类基因组的 99.99%。这标志着人类基因组计划最终告成。

2. 推动一系列基础研究

基因组测序工作对一系列基础研究带来巨大的推动力。

① 基因功能和工作机制的研究　利用计算机对几个物种的基因组进行同源性分析，为基因功能的预测带来初步信息。再进一步通过基因失活或基因超表达等实验对预测的基因功能加以证实。另外，几种序列标签的使用，也对寻找基因有帮助，例如，开放阅读框顺序标签（open-reading-frame sequence tag，DST）和表达顺序标签（expressed sequence tag，EST）的配合使用。

基因表达的调控一直是研究者十分关注的问题。基因组全序列的呈现，对人们理解转录调控将有很大帮助。

② 各种类型的“组”学涌现　在基因组工作的推动下，使研究对象从“个别”转向“成群”，出现了各种“组”学。包括：

● 转录物组（transcriptome）研究：研究细胞、组织或器官，在某种生理、病理或发育状况下，哪些基因打开，哪些基因关闭，打开的基因各以什么样的强度在转录。

● 蛋白质组（proteome）研究：研究细胞、组织或器官，在某个事件中，具有哪些相关蛋白质参与。还可进一步研究这些蛋白质之间的相互关联。

● 代谢物组（metabolome）研究：研究细胞、组织或器官，在某种状态下的代谢物总体状况。

3. 开拓医学研究和实践的新局面

基因组学及一系列“组”学的开展，开拓了医学研究和实践的新局面。

① 阐明基因对许多常见病、多发病的影响，认识一些疑难疾病的病因、病理　美国已于 2005 年 12 月启动“人类肿瘤基因计划”的先遣项目，预计投入 15 亿美元，查明与肿瘤的发生与发展相关基因的状况。以中国科学家牵头的肝基因组协作项目，由多个国家科学家参加，将使人类对肝疾病的认识踏上新台阶。

② 寻找药物的基因靶点和蛋白质靶点　基因组和蛋白质组的研究成果，将推动药物新靶点的寻求，为更高效低毒的新药的开发打下基础。

③ 使疾病诊断更为快速和准确　随着基因组研究产生的 DNA 芯片技术，在疾病及其变种诊断上有广阔的应用前景。

上述各种组学研究，将使人们对生命过程以更快的速度取得更为全面的认识和理解。加拿大科学家于 2007 年初宣布，经过两年多努力，完成了首个人类代谢物组的草图，涵盖了人体可能检测到的 2 500 种代谢物、120 种药物，以及 3 500 种食物成分。目前医疗诊断中检查血尿样中的代谢物水平，其检测种类不到 1%。掌握代谢物组全面情况，对诊断将有极大帮助。

思考题

1. 孟德尔学说的要点有哪些内容？
2. 基因在染色体上定位的基本方法是什么？
3. 试述几个关键实验可以证明 DNA 是遗传的分子基础。
4. 简要说明真核细胞基因结构的一般模式。
5. 基因表达包含哪些主要步骤？
6. 简述乳糖操纵子的结构与功能。
7. 比较几种不同的基因突变。
8. 比较几种不同的染色体结构改变。
9. 免疫球蛋白基因的重组有何生物学意义？
10. 简述基因工程操作的主要步骤。
11. 关于限制性内切酶、目的基因和载体，你知道哪些？
12. 简述人类基因组计划的要点和影响。

推荐阅读材料

徐晋麟，等．现代遗传学原理 [M]. 2 版．北京：科学出版社，2005.

王亚馥，等．遗传学 [M]. 北京：高等教育出版社，1999.

杨金水．基因组学 [M]. 2 版．北京：高等教育出版社，2007.

第六章 丰富多彩的生命世界

第一节 生物的分类

一、生物分类的依据

1. 林奈和双名法

地球上已有科学记载的生物约200万种。这个数目只是现存生物中的一小部分。因为，2/3以上已记录的生物产自温带，只有50万种是产自热带的，而我们所知道的热带生物的种类远远超过温带，所以按最保守估计，地球上现有的生物物种在500万种以上。

生物系统分类学公认的奠基人是瑞典植物学家林奈（Carolus Linnaeus, 1707—1778）。林奈于1735年出版《自然系统》，这本书到1768年共出了12版，是生物系统分类领域的经典著作。林奈的突出贡献是提出了一个科学的生物命名法——双名法（binomial nomenclature）。按照双名法，每个物种的科学名称（即学名）由两部分组成，第一部分是属名，属名是名词性质，且第一个字母大写，第二部分是种名，种名是形容词，带有修饰限定属名的意思，无须大写，种名后面还可有定名者的姓名，有时定名者姓名可以省略。双名法的生物学名均应为拉丁文，因为拉丁文是当时流行的书面文字，变化少，又比英文、法文等正在流行的口语文字更易于为各国科学家接受。在书面格式上，生物物种的学名都应用斜体字，表明是拉丁文，在不能用斜体字的情况下，则在学名下面划一道线，以示区别。林奈提出的双名法一直沿用至今。

以下是生物物种学名的举例：

大肠杆菌	*Escherichia coli*	酿酒酵母	*Saccharomyces cerevisiae*
秀丽隐杆线虫	*Caenorhabditis elegans*	果蝇	*Drosophila melanegasler*
拟南芥	*Arabidopsis thialiana*	爪蟾	*Xenopus leavis*
人	*Homo sapiens*		

2. 生物系统分类的依据

按照进化上的亲缘关系来进行分类，通常称为自然分类，这个原则已为大家所接受。

但是，在实际操作中，什么是区分亲缘关系远近的依据呢？

起初，人们只能依据每个物种生物体的外部形态结构，而外部形态往往变化很大，难以把握。于是，在植物分类中，着重于依据变化较小的生殖器官——花和种子的特征；在动物分类中，通常结合动物体内部构造和生理功能，确定可能的演化关系。

例如，马、猫、鲸、蝙蝠和人的前肢（图 6-1），虽然演化成了不同形式的蹄、爪、鳍、翅和手，但是从骨骼构造仍能追溯它们的同源性（homology）。这是把外形各不相同的这些物种都归在哺乳动物中的证据之一。

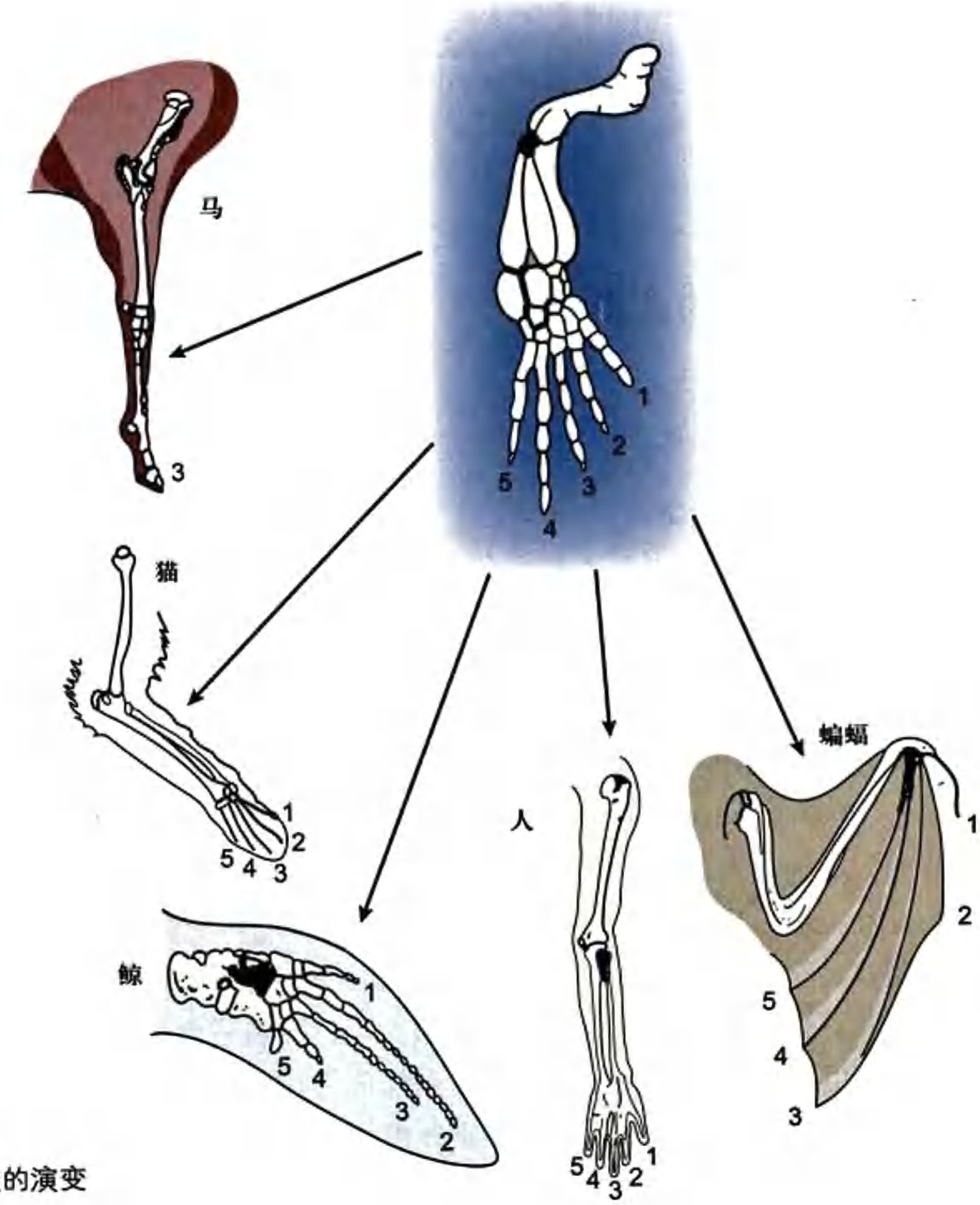


图6-1 哺乳动物前肢的演变

6-1 蛋白质序列用于分类

后来，遗传学、免疫学、生物化学和分子生物学的研究成果，逐渐被引入分类学中，从而有了更多的系统分类依据：依据抗原－抗体反应，依据蛋白质分子的氨基酸序列，依据核酸分子中核苷酸的序列等等，这些分类方法统称为生化分类法。

例如，免疫反应用于分类。将灵长类几个物种的血清分别注射到家兔体内，使家兔产生相应的抗体，然后取出含不同抗体的家兔抗血清，再用于测试几个灵长类物种的血清，从抗原－抗体反应的强弱（表 6-1），可判断出它们之间亲缘上的近疏（图 6-2）。

表6-1　灵长类几个物种的血清反应

受试动物（血清）	抗血清		
	人	黑猩猩	长臂猿
人	0	3.7	11.1
黑猩猩	5.7	0	14.6
大猩猩	3.7	6.8	11.7
猩猩	8.6	9.3	11.7
合趾猿	11.4	9.7	2.9
长臂猿	10.7	9.7	0
猕猴	38.6	34.6	36.0

注：数字代表反应距离，反应强时距离小，反应最强时距离为0。

二、分类系统和分类等级

1. 五界系统

历史上，人们曾先后提出过不少生物分类系统，1959年，由魏泰克（Whittaker）提出的五界系统得到多数生物学家的承认（图6-3）。依据细胞结构和营养类型（表6-2），五界系统将生物分成两个总界：原核生物总界（Superkingdom Prokaryata）和真核生物总界（Superkingdom Eukaryata）。

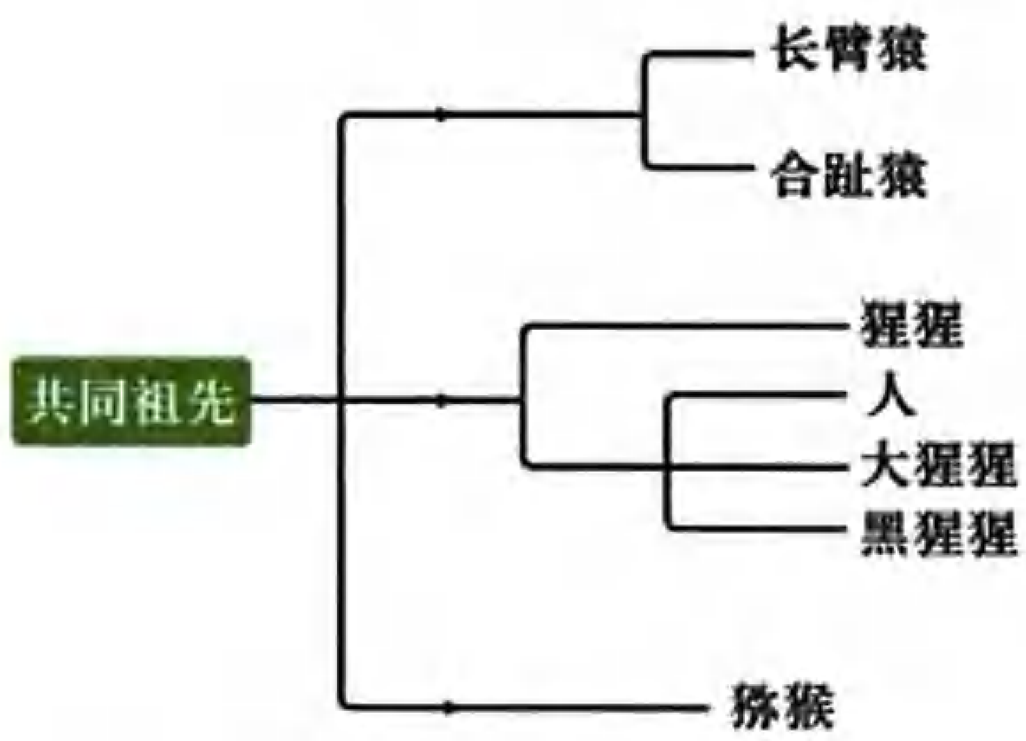


图6-2　灵长类几个物种的亲缘关系

原核生物总界中，只有一个界——原核生物界（Kingdom Monera），在原核生物界中，可以看出有3支进化脉络，一支是古细菌类，一支是真细菌类，还有一支发展为后来的真核生物。

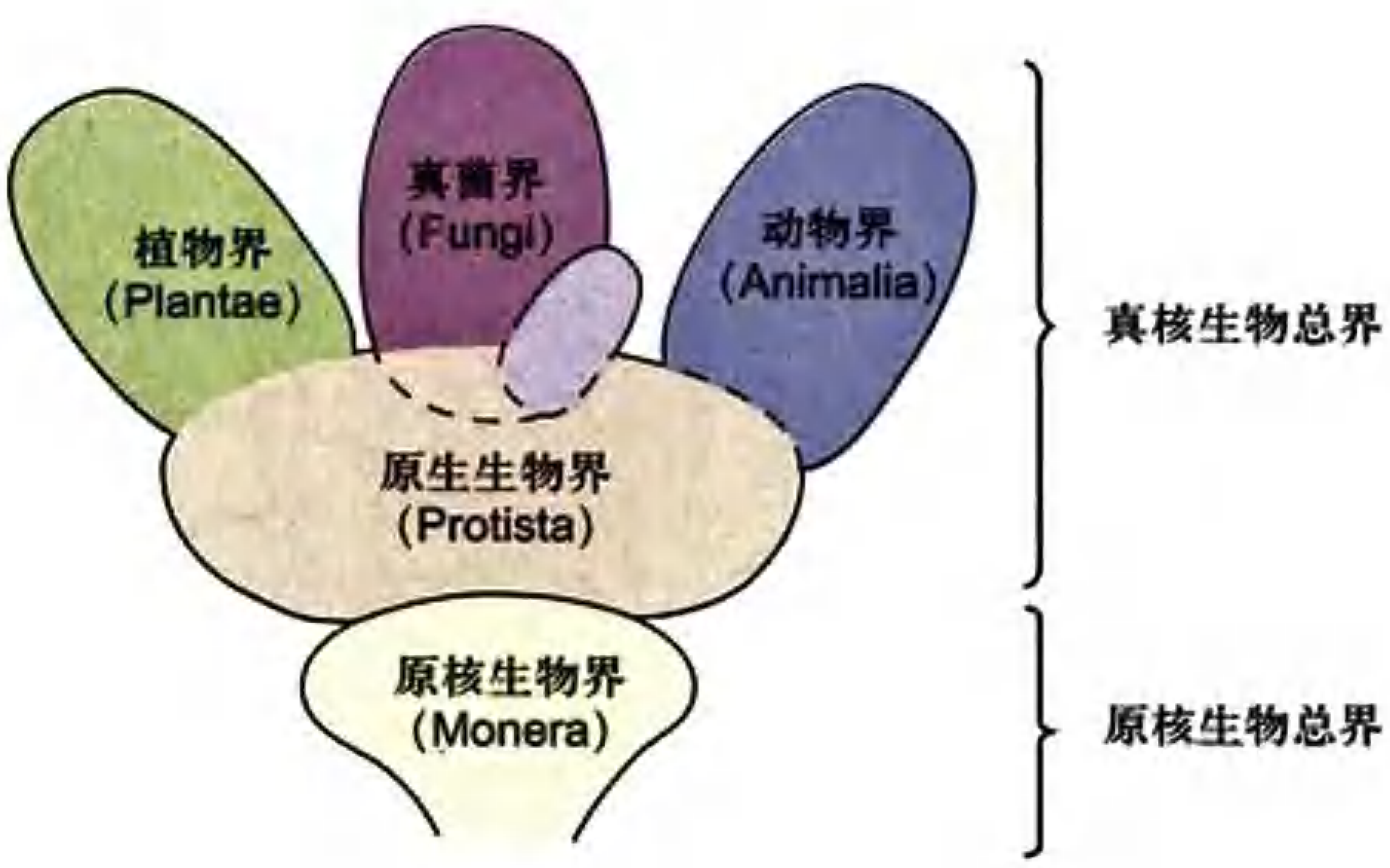


图6-3　五界系统

真核生物总界中又分4个界：① 原生生物界（Kingdom Protista），② 植物界（Kingdom Plantae），③ 真菌界（Kingdom Fungi），④ 动物界（Kingdom Animalia）。

表6-2 五界系统的主要特征

主要特征	原核生物总界	真核生物总界			
	原核生物界	原生生物界	真菌界	植物界	动物界
细胞结构	原核细胞	真核细胞	真核细胞	真核细胞	真核细胞
叶绿体	无，只有类囊体	有或无	无	有	无
细胞壁	胞壁酸（细菌）	有或无	几丁质和多糖，无纤维素	纤维素和其他多糖	无
纤毛和鞭毛	细菌鞭毛	9+2	如有，9+2	配子鞭毛 9+2	如有，9+2
细胞数	单细胞或群体	单细胞或群体	单细胞或多细胞	多细胞	多细胞
神经系统	无	无	无	无	有
营养方式	异养，光能异养，光合自养，化能自养	光合自养，异养（吸收及吞噬）	异养（吸收营养）	光合自养	异养（吞噬）
基因重组方式	细菌：转导，转化	接合，受精，减数分裂或无基因交流	受精，减数分裂或无基因交流	受精，减数分裂	受精，减数分裂

注：9+2 指鞭毛和纤毛的微管排列模式。

原生生物界是很庞杂的一个界，它包括了所有自由生活的单细胞真核生物和群体生活的单细胞真核生物。其中一部分称为原生动物，它们具有更多的动物特征，如草履虫、变形虫等；另一部分称为藻类，它们有细胞壁，具有更多植物的特征。

2. 分类等级

通用的分类等级包括前面讲过的“界”在内，共有 7 级，如图 6-4 所示。从图中可以看到，每一个物种在分类系统中都有其确定的位置。

分类等级	人	雏菊
界（Kingdom）	动物界（Animalia）	植物界（Plantae）
门（Phylum）	脊索动物门（Chordata）	维管束植物门（Tacheophyta）
纲（Class）	哺乳纲（Mammalia）	双子叶植物纲（Dicotyledonae）
目（Order）	灵长目（Primates）	桔梗目（Campanulales）
科（Family）	人科（Hominidae）	菊科（Compositae）
属（Genus）	人属（*Homo*）	菊属（*Chrysanthemum*）
种（Species）	（真）人（*H. sapiens*）	雏菊（*C. leucanthemum*）

图6-4 生物分类等级（附两例）

第二节 郁郁葱葱的植物世界

从热带的雨林，亚热带的常绿阔叶林，温带的针叶阔叶混交林，到寒带的草甸；从海底森林——巨大的褐藻群，平原的栽培植物，丘陵山地的森林，到高山矮灌丛，地球上各种各样、丰富多彩的植物，给地球带来无限的生机。目前已知的 40 多万种植物各有特色：长寿的银杏树（*Ginkgo biloba*）可生活 1 000 多年，而短命菊（齿子草）只需几周就完成了整个生活史；最简单的衣藻（*Chlamydomonas*）只有一个细胞，而种子植物则具复杂结构，并有根、茎、叶等的分化。有的植物需要强烈阳光，有的则喜欢阴湿的环境；绝大多数自养，但也有异养的寄生植物，如菟丝子属（*Cuscuta*）等。各种植物可分为藻类、菌类、地衣、苔藓、蕨类和种子植物等多个类群，它们共同组成了千姿百态、五光十色的植物界。

我国是世界上植物种类最丰富的国家之一，种子植物就有 30 000 种以上，仅次于马来西亚和巴西，居世界第三位。例如，全世界现有裸子植物共 15 科，850 种，而我国就约有 10 科，250 种。它们多是经济用材树种。我国的银杏、水杉和水松，素有三大活化石之誉，1956 年发现的银杉是又一种活化石。此外，我国还有很多特产树种，如金钱松、油杉、白豆杉等。在我国辽阔的土地上，几乎可以看到北半球各种植被类型，从最北部的大兴安岭针阔叶混交林到海南岛的热带雨林和季雨林，从东南部的常绿阔叶林到西北部的草原和荒漠。我国也是世界上经济植物最多的国家之一，许多植物原产于我国，并已引种至国外。稻和小米，我国早在数千年前已有栽培；豆类中的大豆原产于我国；果树中的桃、梅、梨、板栗、枇杷、荔枝、杨梅、柑橘和金柑皆原产于我国。我国还是蔬菜种类最多的国家之一。在特产经济作物方面，原产我国的有茶、桑、油桐、大麻和香樟等。药用植物方面，人参、石斛、黄芪等数千种中草药更是宝贵的财富。在蕨类、藻类、苔藓及真菌中，也有许多特产的属种。

一、植物的生活史

植物的生活史（life cycle of plant）指种子植物的种子（seed）或非种子植物的孢子（spore）经过营养生长和生殖生长又形成新一代种子和孢子的整个生活历程。具有有性世代的各种植物，生活史各有变化，大致可以分为 3 个类型，我们着重介绍被子植物生活史的特点。

6-2 植物生活史的类型

图 6-5 表示被子植物的生活史，展示了植物从种子（孢子）萌发开始经幼苗、植株、开花、受精、形成合子直到发育成新的种子（孢子）的过程，可分两个阶段：

① 从合子到胚囊母细胞或花粉母细胞减数分裂前，细胞染色体为 $2n$，可称为二倍体世代，或称孢子体世代，也可称为无性世代。

② 从减数分裂开始到成熟胚囊（雌配子体）或 2 ～ 3 个花粉细胞（雄配子体）形成为止，仅含单倍染色体 n，可称为单倍体世代，或称为配子体世代，也可称为有性世代。

在被子植物生长过程中，这两个世代交替进行，繁衍生长。

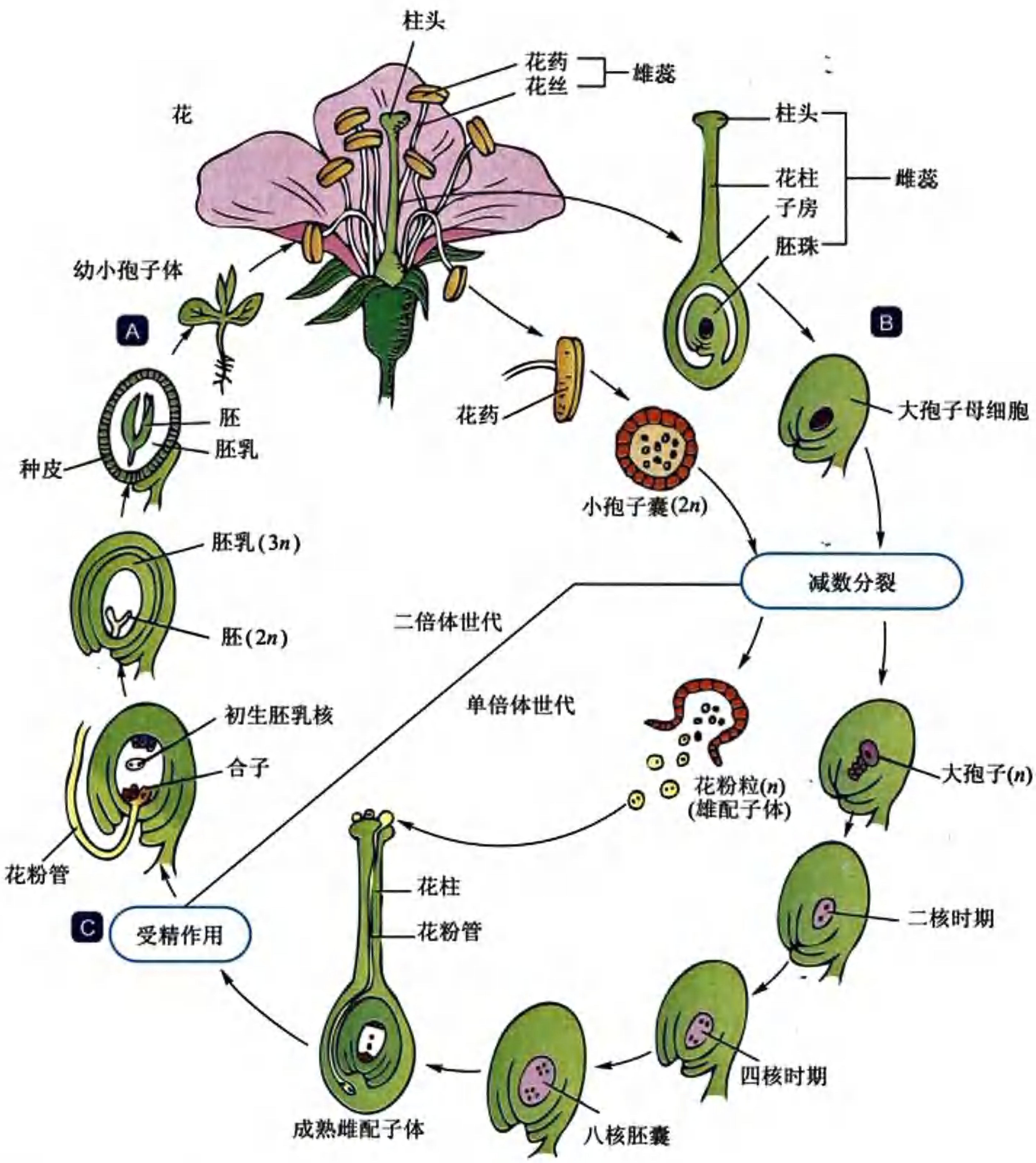


图6-5　被子植物的生活史　A.种子萌发，经幼苗长成植株。B.开花，经减数分裂，生成n的卵子和精子。C.受精，形成$2n$的合子，发育成新的种子。

二、植物的结构

（一）植物组织

在低等植物中，有的植物一个细胞就是一个个体（如衣藻），有的植物数个细胞聚合成一个个体，但细胞间尚无分化（如团藻）；到了高级的多细胞藻类（如海带），才出现了细胞的分工，出现了组织（tissue）的雏形。被子植物细胞来源于种子内胚芽和胚根的原始细胞（相当于动物的胚胎干细胞，stem cell）的不断分裂，开始并无分化；长到离茎尖和根尖 1～2 cm 的地方，细胞在形态和功能上开始分化，并逐渐形成具有各自形态和功能的细胞群，即组织。

6-3　植物体内组织的分布、特点及功能

植物中那些形态结构相似、生理功能相似、个体发育来源相同的细胞群（cell group）称为组织。根据功能和形态，一般把组织分为两大类：分生组织和成熟组织。分生组织的细胞不断地生长和分裂；成熟组织的细胞，则经过分化，显示不同的形态特征，利于承担不同的功能。成熟组织又可进一步区分为：薄壁（基本）组织、保护组织、机械组织、输导组织、分泌组织等不同组织（图 6-6）。

（二）植物营养器官及营养生长

植物生长可归结于细胞的生长（cell growth）和分化两个主要过程。所谓生长（growth），是指细胞体积和数目的增加；所谓分化（differentiation），是细胞的形态结构与功能的特化。植物体的各种组织和器官的形成，都取决于细胞的分化。

绿色植物中，低等的藻类大多数无组织分化，因此也就不存在器官。它们的营养生长就是细胞的分裂和长大。高等的苔藓、蕨类和种子植物的细胞，分化为多种组织，进而构成负责一定功能的器官（organ）。在营养生长期，一般由根、茎、叶或茎和叶（苔藓）完成。这些器官各有其一定的外部结构，执行特定的生理功能，它们的活动与物质的吸收、同化、运输和贮藏等营养生长有关，因此，把根、茎、叶这 3 种器官统称为营养器官（vegetative organ）（图 6-6）。植物的营养生长为生殖成长及进一步产生生殖器官（reproductive organ）——花、果实和种子奠定了物质基础。

1. 根

根（root）是植物为适应陆地生活而发展起来的器官，它的主要生理功能是吸收。植物体内所需的水分、无机盐类，大部分是由根靠根毛和根尖部位幼嫩的表皮，从土壤中吸收来的。其次，根还有固着和支持作用。根反复分支，形成庞大的根系与土壤紧密接触，加上根内的机械组织等的共同作用，把植物固着在土壤中并支持着植物的地上部分。有时，根还有贮藏和繁殖作用，如甘薯、萝卜、胡萝卜的根都贮藏着大量的营养物质。有些植物，还能利用根产生不定芽（adventitious bud）的特性来进行繁殖，如甘薯、李、枣、柿等。

一株植物地下部分所有根的总体称为根系（root system）（图 6-6）。按根的发生部位，可把根分为定根和不定根两大类。定根（normal root）是从植物体固定部位长出来的根，包括主根（main root）和侧根（lateral root）两种。种子萌发时，由胚根直接发育而成的根称为主根；在主根一定部位发生的分支称侧根。有许多植物除产生定根外，从胚轴、茎、叶和老根上也能产生根器官，这些根发生的部位不固定，称为不定根（adventitious root）。

根的吸收功能部位主要在根的尖端——根尖（root tip），由根冠、分生区、伸长区和根毛区（成熟区）几部分构成（图 6-6G）。根尖分生区分生组织的细胞，不断有丝分裂产生新的细胞顶着根冠向前延伸，伸长区的细胞生长和逐渐分化，到成熟区形成各具不同功能的组织，形成根的初生结构，并向外产生根毛。植物根尖的表皮细胞和根毛共同承担了吸收任务。

通过根毛区作横切面表现的结构称初生结构，由外至内可分为表皮、皮层和中柱 3 部分（图 6-6E）。

① 表皮（epidermis） 位于根最外面的一层生活细胞，起保护作用。

② 皮层（cortex） 位于表皮和中柱之间，在根内所占的比例较大，由薄壁细胞组成。皮层细胞体积较大，细胞排列疏松，具有胞间隙，细胞壁薄，细胞内常积累淀粉。皮层具有贮藏以及横向运输的作用，有的还有通气作用，如水生或湿生植物的根部皮层。

③ 中柱（stele） 中柱也称为维管柱（vascular cylinder），是内皮层以内所有组织的统称。它包括中柱鞘、初生木质部、初生韧皮部和薄壁细胞 4 部分。中柱鞘（pericycle）是位于外围与内皮层紧接的一层至几层细胞，具有潜在的分生能力。侧根、不定芽、部分维管形成层和木栓形成层都由中柱鞘细胞恢复分生能力而产生。

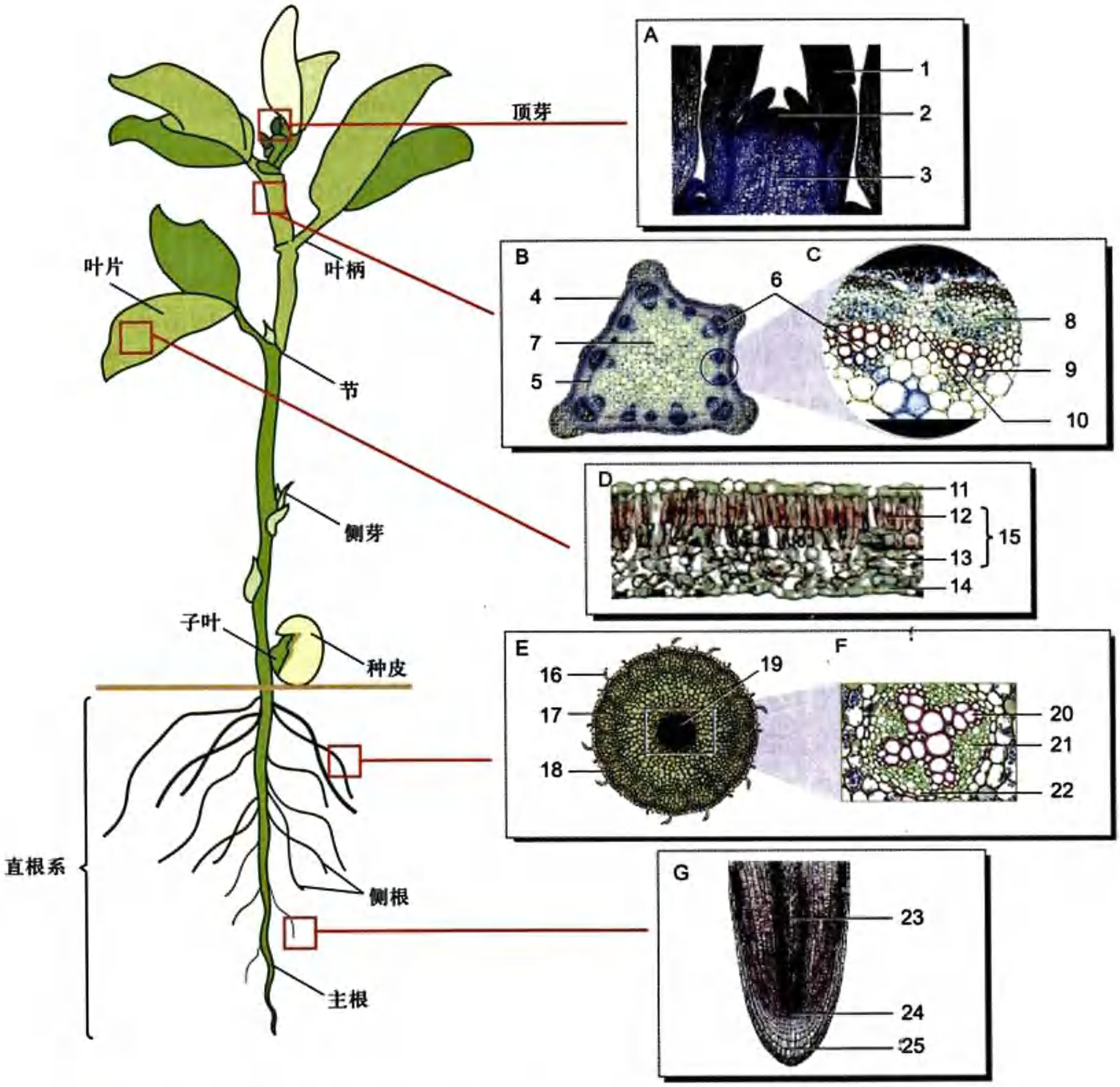


图6-6　双子叶草本植物形态与结构　A. 顶芽纵切，示顶端分生组织。B. 幼茎横切示茎初生结构。C. 茎维管束详图。D. 叶片横切示叶片结构。E. 根成熟区横切示根初生结构。F. 初生根中柱结构。G. 根尖纵切示根尖结构。
1.幼叶　2. 顶端分生组织　3. 茎尖伸长区　4. 表皮（保护组织）　5. 维管形成层（次生分生组织）　6. 维管束　7. 髓薄壁细胞（基本组织）　8. 初生韧皮部　9. 初生木质部　10. 髓射线　11. 上表皮　12. 栅栏组织（同化组织）　13. 海绵组织（同化组织）　14. 下表皮　15. 叶肉（同化组织）　16. 根毛（吸收组织）　17. 皮层（薄壁组织）　18. 表皮　19. 根中柱　20. 初生木质部　21. 初生韧皮部　22. 中柱鞘　23. 根尖伸长区　24. 根尖顶端分生组织　25. 根冠

大多数双子叶植物的根，在初生结构的基础上，在中柱会产生维管形成层及木栓形成层，进行细胞分裂、生长和分化，使根不断增粗，这种生长过程称为次生生长，形成的结构称为次生结构（secondary structure）。如果在根尖外的任何部分对根作一横切面，可见次生结构从外向内有周皮、初生韧皮纤维、次生韧皮部、维管形成层、次生木质部、初生木质部和髓。

植物根系与土壤微生物有密切的关系，根部分泌的物质，许多是微生物的营养来源，而土壤微生物活动所分泌的一些物质，又可直接或间接促进根的生长发育。有些

微生物甚至可入侵到根的组织中呈共生（symbiosis）关系，形成根瘤（root nodule）或菌根（mycorrhiza）。大豆等许多豆科植物的根瘤中共生的根瘤菌，能固定空气中的游离氮，供植物生长所利用。兰科植物、杜鹃科植物和许多森林树木，很多有与真菌发生共生的菌根。

2. 茎

茎（stem）的主要生理功能是承上启下起输导作用，根系从土壤中吸收的水分和矿质元素以及在叶子合成的有机营养物质，通过茎输送到植物体各个部位被利用。其次，茎具支持作用，支撑着植物体地上部分的枝叶、花、果实和种子；茎支持整个树冠并抵抗外力的作用。此外，茎具有贮藏和繁殖的功能，如马铃薯、藕、洋葱等地下的变态茎都贮藏有大量营养物质；另外，在园艺上采用的枝条扦插、压条、嫁接就是利用了植物的茎或枝条能产生不定根和不定芽的特性。

茎可区分为节（node）和节间（internode），节上生叶（leaf），具芽（bud）。芽通常生在茎的顶端和节的叶腋（leaf axli）处（图 6-6）。在木本植物和高大的草本植物的茎上还可见到皮孔（lenticel），它是植物体和外界进行气体交换的一种通道。

着生叶和芽的茎称为枝条（shoot），木本植物的同一株植株上，有的枝条节间较长，称为长枝（long shoot），长枝常常是营养枝；有的枝条节间短而密集，称为短枝（short shoot），短枝常是开花结果的枝条，又称为果枝。

芽是未发育的枝条、花或花序的原始体，有叶芽（leaf bud）、花芽（flower bud）和混合芽之分。叶芽发育成枝条；花芽当顶端分化出花的各部分原基后，本身不再存在；而混合芽则两者均有。茎尖和根尖一样，具有一定的形态结构特征。

茎尖的生长分化过程和根尖基本相似，但茎和根所处的环境和生理功能不同，在形态结构上相应地存在着差别。茎尖在分生区前端无类似根冠的结构，而是被发育程度不同的幼叶包被着（图 6-6A）。茎尖分生区基部侧面的细胞会分裂产生侧生器官，所以，茎尖的形态结构比根尖复杂。从茎尖顶部往下依次分为分生区、伸长区和成熟区。从成熟区的横切面我们可见到下列结构（图 6-6B，C）：

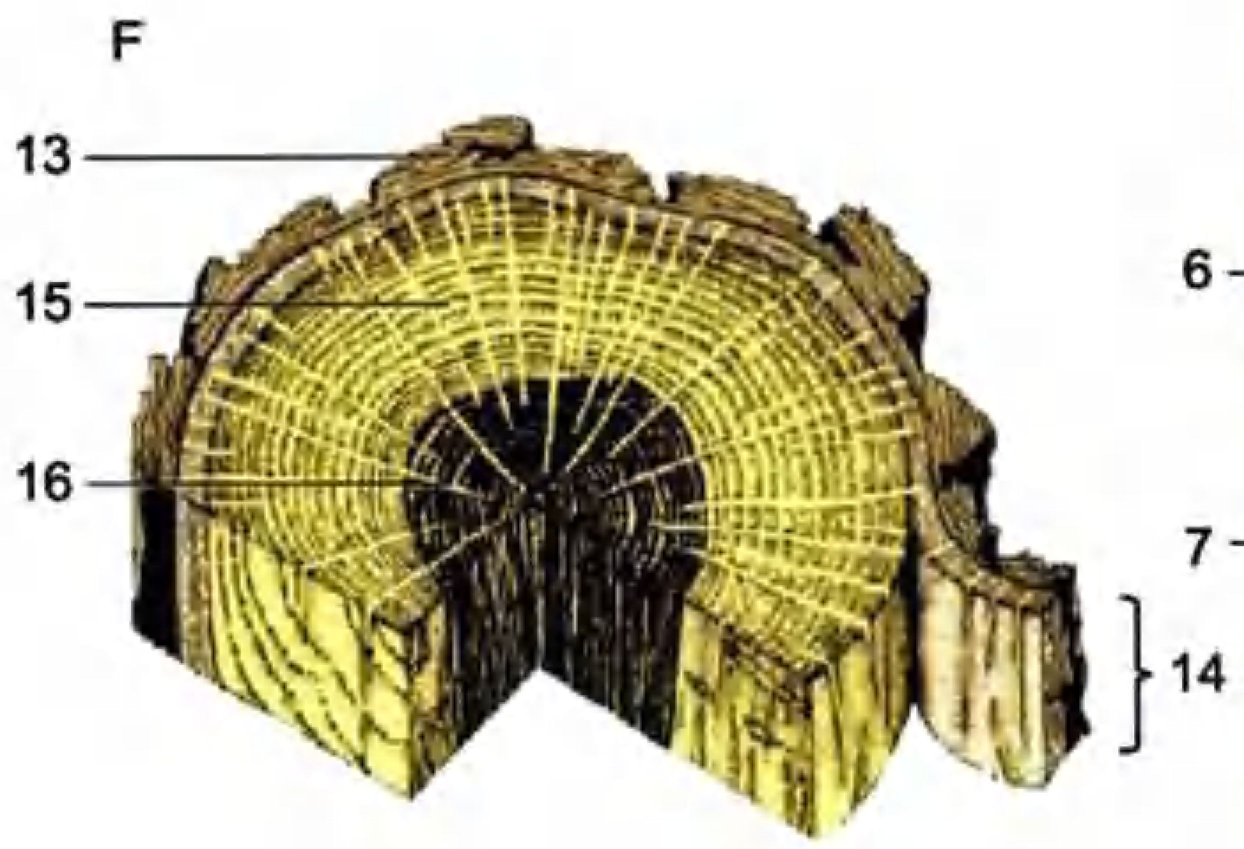
① 表皮　位于茎最外面的一层生活细胞，属初生保护组织。

② 皮层　位于表皮和维管柱之间，由多层细胞组成，一般不如根的皮层那样发达。皮层的外部区域常有成束的厚角组织存在，担负对幼茎的机械支持作用。在厚角组织细胞和靠外方的皮层薄壁细胞中含有叶绿体，故幼茎呈绿色，能进行光合作用。

③ 维管柱　也称中柱，是皮层以内所有组织的统称，包括初生维管束、髓和髓射线 3 部分。

大多数双子叶植物的茎同根一样，在初生生长的基础上，能进行次生生长。产生次生的结构，也是由于维管形成层和木栓形成层的产生及其活动的结果。通过维管形成层和木栓形成层的活动，茎从外到内形成周皮、皮层、初生韧皮纤维、次生韧皮部、维管形成层、次生木质部、初生木质部、髓和髓射线（图 6-7）。

多年生木本茎的次生结构与上述结构有所不同。多年生木本茎外有树皮，内有每年产生的次生木质部，所以，它的结构与只形成一次周皮的次生结构不同，从树干横切面上观察可分为树皮、维管形成层和木材部分。木材主要是历年来产生的次生木质部。在温带、亚热带木本植物茎横切面可见到的一圈圈同心环即年轮（annual ring）（图 6-7F）。



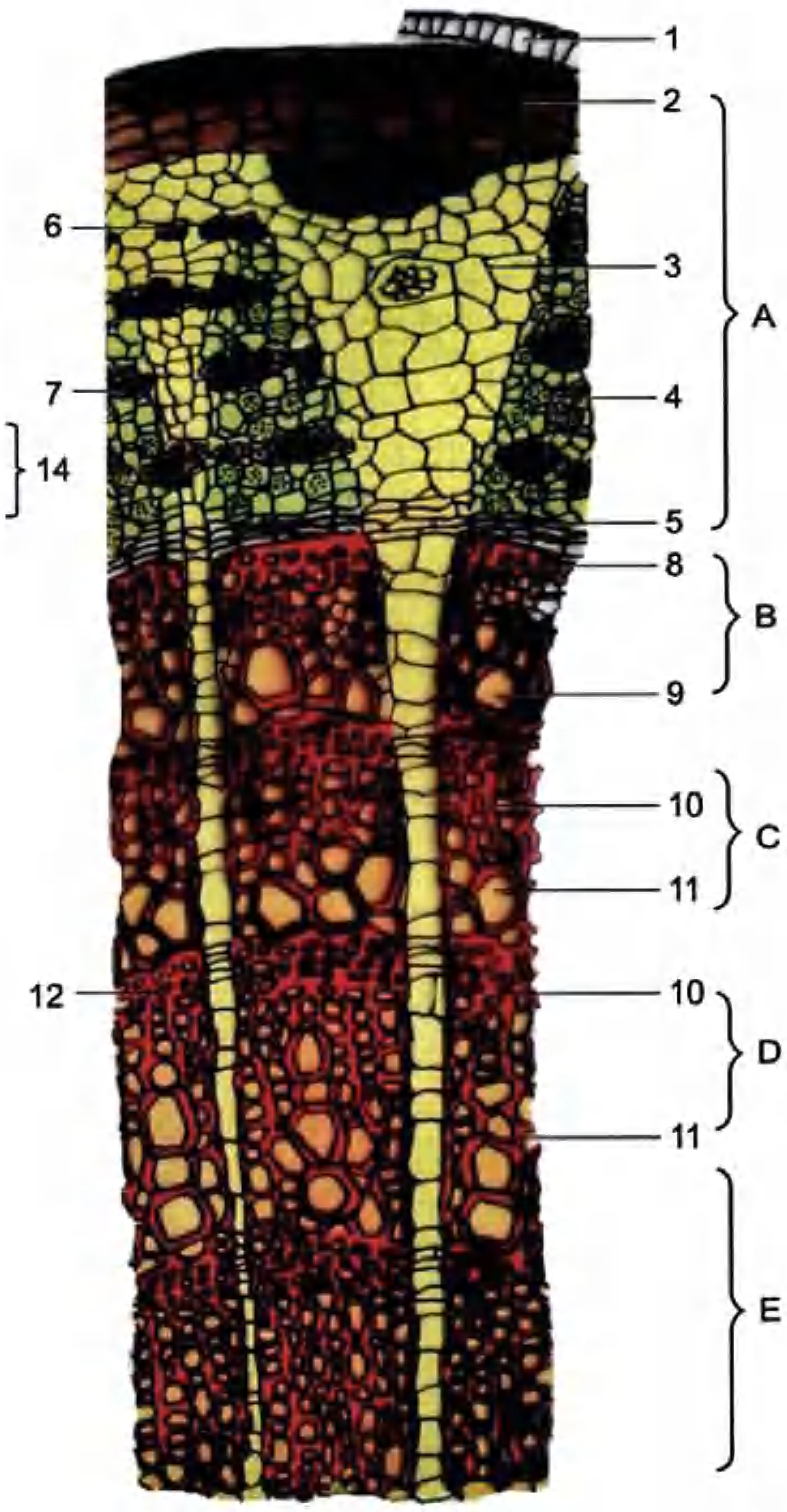


图6-7　双子叶木本植物的次生结构　A. 韧皮部。B～E. 每一年的木质部。F. 多年生树干横切示年轮。
1. 破碎的表皮　2. 木栓层（次生保护组织）　3. 髓射线薄壁细胞　4. 筛管与伴胞（输导组织）　5. 维管形成层（次生分生组织）　6. 初生韧皮纤维（机械组织）　7. 次生韧皮纤维（机械组织）　8. 木薄壁细胞（基本组织）　9. 导管（输导组织）　10. 秋材　11. 春材　12. 木射线　13. 木栓层　14. 树皮　15. 边材　16. 心材

3. 叶

叶（leaf）的主要生理功能是进行光合作用和蒸腾作用。

光合作用是绿色植物吸收光能将二氧化碳和水合成为有机物质，并将光能转变为化学能贮藏起来，同时放出氧气的过程。蒸腾作用（transpiration）是植物体内水分以气体的状态散失到大气中去的过程。植物根部吸收的水分，只有很少部分用于代谢，绝大部分通过叶面蒸发到体外，所以，叶是植物体的主要蒸腾器官。蒸腾作用在植物生活中具有积极的意义。它是根系吸收水分的主要动力，同时，可促进植物体内矿质元素的运转以及降低叶表面温度，使植物叶子在强烈的阳光下，不至于因温度过高而损伤。

此外，叶还有吸收能力。叶表面可吸收喷施的农药。有的还可吸收空气中的 SO_2、CO 等，起到净化空气的作用。少数植物的叶具有繁殖的能力，如一种名叫落地生根的植物能在叶缘产生不定芽而进行繁殖。

叶一般由叶片、叶柄和托叶 3 部分组成（图 6-6）。叶是从茎尖生长锥周围的分生组织细胞分裂产生的叶原基生长发育而成的。叶原基先进行顶端生长，形成叶轴；叶轴是未分化的叶片和叶柄。接着进行边缘生长，使叶轴变为扁平的叶片，无边缘生长

的叶轴分化为叶柄。最后进行居间生长，直到叶片达到一定大小而成熟。叶柄的结构与初生茎大致相似，由表皮、厚角组织、基本组织及维管束组成。叶片的形状是受遗传基因调控的，也受植物生长环境的影响有所变化。叶片的形状、大小虽多种多样，但其内部的结构比较一致，都由表皮、叶肉和叶脉 3 部分组成。

叶肉（mesophyll）位于表皮之内，由同化组织组成（图 6-6D）。叶肉是进行光合作用的主要场所。在具有背腹面之分的叶片中，叶肉细胞可分化成栅栏组织（palisade tissue）和海绵组织（spongy tissue）。前者靠近叶片背面，是光合作用的主要场所，后者靠近叶片腹面，细胞间隙特别发达，构成叶片内部的通气系统，并通过气孔与外界相通，有利于气体交换和对 CO_2 的吸收，因此对叶片的光合作用有重要影响。

叶的形态结构容易随生态环境的不同而发生变化，尤其是水分和光照对其影响很大。根据植物与水分的关系，可以从叶的形态中反映出旱生植物、中生植物和水生植物 3 类。

各种植物的叶子都具有一定的寿命，在一定生活期终结时，叶就枯萎、脱落。叶生活期的长短，各种植物不同，一般生活数个月，如桃、桑、柳等植物，在冬季来临时，叶即从枝上脱落，这种现象称为落叶，这种树称落叶树（deciduous tree）；另有一些木本植物的叶可以生活一至多年，在新叶发生后，老叶才次第脱落，全树终年有绿叶，这种树称常绿树（evergreen tree），如茶、松树等。落叶是植物对不良环境的一种适应，是植物在进化过程中随地球环境变化而形成的。

4. 单子叶植物营养器官的特点

单子叶植物在长期演化过程中，形成一些特有的结构特点，多数以草本为主，根系多为须根状，茎和根均只有初生结构，没有次生结构等。

（三）植物繁殖器官的特点及生长发育

1. 植物的繁殖

植物与其他生物一样，生长发育到一定阶段，也要复制与自己相似的个体以维持种族的延续，即进行繁殖。植物的繁殖一般有 3 种方式：营养繁殖（vegetative propagation）、无性生殖（asexual reproduction）和有性生殖（sexual reproduction）。

（1）营养繁殖

植物体的一部分，如根、茎、叶器官，通过形成不定芽和不定根与母体分离，形成一个新个体。由营养繁殖所产生的后代，一般能保持母体的遗传特性，并可提早开花结实。

一些植物有性生殖器官退化，不能产生种子或产生不育种子，如香蕉、无花果、柑橘、葡萄等，营养繁殖往往成为主要的繁殖方式。另一些植物能开花，也能通过根或茎进行营养繁殖。这些统称为自然营养繁殖。人类利用植物具有自然营养繁殖的特性或植物细胞的全能性，用植物的一部分根、茎、叶器官或植物的一些组织及单个细胞，在人工培养条件下长成为一个新的植株，则称为人工营养繁殖，包括：分离繁殖、扦插、压条、嫁接和组织、细胞培养等。

组织和细胞培养是目前生物技术中使用的一个常规和有效的方法，已广泛用于生物工程及基因工程中，快速高效地生产各种苗木。

（2）无性生殖

多孢子植物，如藻类、地衣、苔藓和蕨类等在其生活史的某一个阶段能产生一种

具有繁殖能力的特化细胞，称孢子（spore）。孢子离开植物体后，能直接萌发成新的个体，这种繁殖方式即无性生殖。

（3）有性生殖

植物生长发育到一定阶段，产生另一种特化细胞——配子（gamete），由雌雄两种配子结合形成合子（zygote），再由合子发育成为一个新个体。

2. 被子植物的繁殖器官

被子植物的种子萌发长成幼苗后，经过一段时间的营养生长，便转入生殖生长，并在植株的一定部位形成花芽，再经开花、传粉、受精、结果，形成新的种子。由于种子被包在果实内，被子植物因此而得名。花、果实和种子与植物的生殖有关，统称为生殖器官（reproductive organ）。种子内还孕育着新一代的原始体——胚。种子萌发，胚又长成新一代的植物体，从而使植物的种族得以延续和发展。果实和种子是被子植物有性生殖的产物。

（1）花的组成

一朵典型的花通常由花梗、花托、花萼、花冠、雄蕊群和雌蕊群等几部分组成（图6-8）。一般认为花是适应于生殖的变态短枝，而花的各部分则是变态的叶子。一般情况下，花萼和花冠在花蕾中起保护雌雄蕊的作用，在花开放时起吸引昆虫传粉的作用。

被子植物的雄配子（精子）是在雄蕊花药内产生的。雌蕊在发育中分化为柱头、花柱和子房。柱头是承受花粉的地方，子房内着生胚珠，胚珠内分裂产生雌配子（卵细胞）。受精后，整个子房发育成果实，子房壁发育成果皮，胚珠发育成种子。有些植物的花在长期演化中，为适应各种需要，一些部分会退化或特化，如单子叶植物花被退化，南瓜变成了单性花，兰花的一个花瓣特化成了唇瓣。

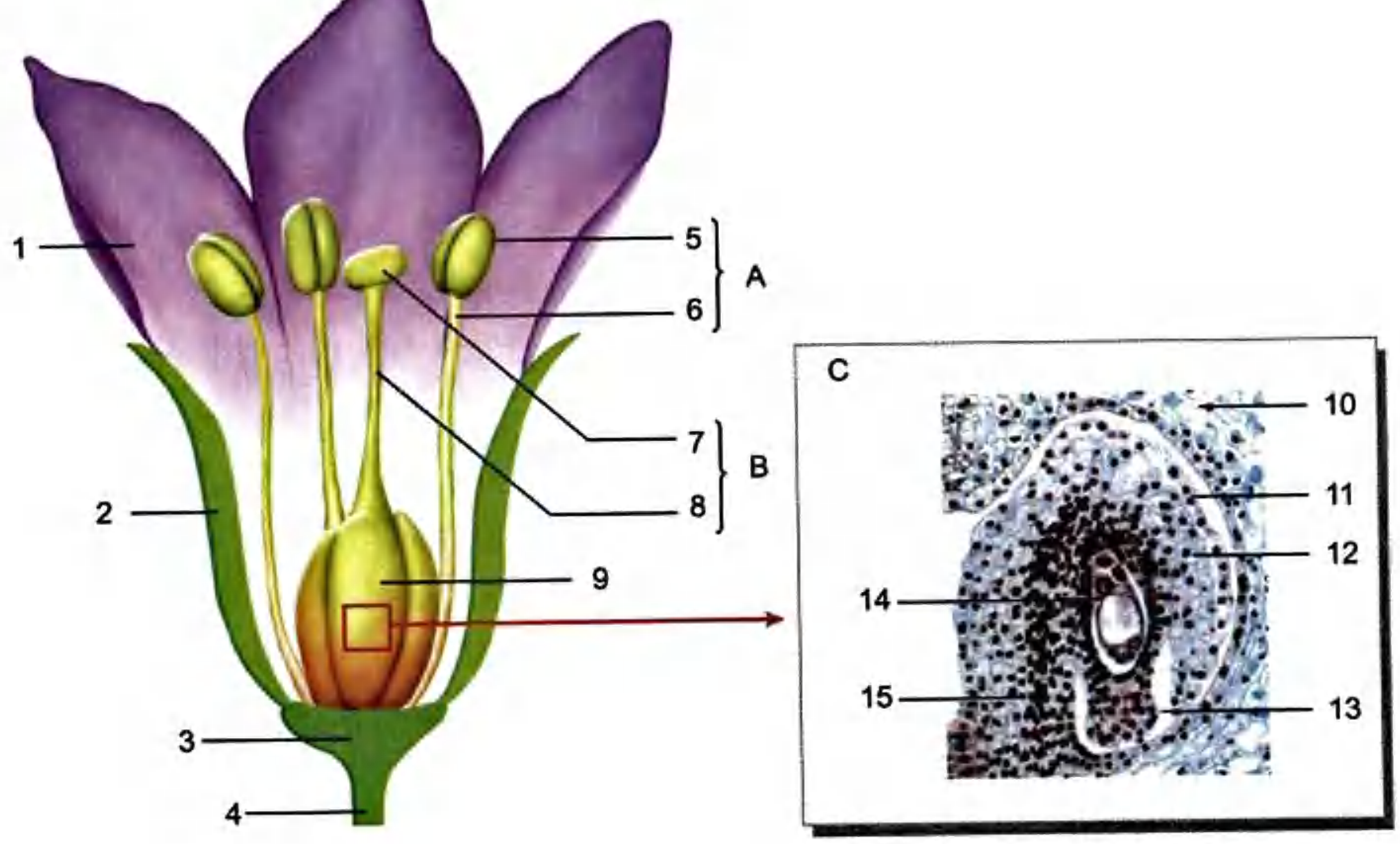


图6-8 花的结构和胚珠结构 A. 雄蕊。B. 雌蕊。C. 胚珠纵切。
1. 花瓣 2. 花萼 3. 花托 4. 花梗 5. 花药 6. 花丝 7. 柱头 8. 花柱 9. 子房 10. 子房壁 11. 外珠被 12. 内珠被 13. 珠孔 14. 胚囊 15. 珠柄

(2)花芽分化

花是由花芽发育来的。多数植物经过幼年期，达到一定的生长状态之后，植物体的某些部分能接收外界信号的刺激（叶主要感受光周期，茎生长锥主要感受低温等），茎的生长锥不再形成叶和芽，而分化出花原基或花序原基，最后形成花或花序的各个部分，这个过程称为花芽分化（flower bud differentiation）。不同植物的幼年期长短各异。

(3)雄蕊和雌蕊的结构和发育

雄蕊由花药和花丝组成，花药通常具有4个花粉囊（pollen sac）。在花粉囊中，花粉母细胞经减数分裂（meiosis）形成花粉粒（pollen grain）。花粉粒发育完成后，花药成熟。

雌蕊最重要的部分是子房，子房内生有多少不等的胚珠。一个发育成熟的胚珠是由珠心、胚囊、珠被、珠孔、珠柄和合点等几部分组成的（图6-5，图6-8）。胚囊内的胚囊母细胞经减数分裂形成7个细胞、8个核的成熟胚囊（雌配子体），其中的卵细胞就是雌配子（female gamete）。

(4)开花、传粉与受精

当雄蕊中的花粉粒和雌蕊中的胚囊（或二者之一）成熟，花萼和花冠即行开放，露出雄蕊和雌蕊，这种现象叫开花（anthesis）。植物开花的习性、季节、时间因种类不同而异。每朵花开放时间的长短也因植物不同而不同。

成熟的花粉粒传到雌蕊柱头上的过程，称为传粉（pollination）。传粉是受精的必要前提。在长期演化中，植物形成两种传粉方式：自花传粉和异花传粉。前者为成熟的花粉粒传到同一朵花的雌蕊柱头上的过程，后者是指一朵花的花粉传到另一朵花的柱头上的过程。自然界中，异花传粉植物有利于产生具有较高的生活力和较强的适应性的后代。

卵细胞与精细胞互相融合的过程，叫受精（fertilization）。由于被子植物的卵细胞位于胚珠的胚囊内，故落在柱头上的花粉粒必须首先萌发形成花粉管，并通过花粉管把精子送入胚囊。因此，被子植物的受精作用，应该从传粉开始，包括花粉粒在柱头上萌发、花粉管在花柱中生长、花粉管进入胚囊和释放内容物以及最后发生精、卵细胞融合等一系列过程。两个精子分别与卵细胞和中央细胞同时受精是被子植物的一大特点，称为双受精。

(5)种子和果实的结构和发育

花在完成双受精作用后，各部分发生了很大的变化。雌蕊的子房迅速生长，逐渐发育成果实，而子房里的胚珠发育成种子。胚囊内受精卵（$2n$）发育成胚，受精的中央细胞发育成胚乳，而珠被发育成种皮（参见图6-5）。

果实是被子植物保护种子和传播种子的一个器官，在发育过程中，果实的颜色和化学成分也会发生变化。成熟时，果皮细胞中产生花色素苷等色素或有色体，因而出现各种鲜艳的颜色。有些果实成熟过程中，细胞中的化学成分也有显著变化，如单宁和有机酸减少，糖分增加。所以，成熟的果实不仅色艳，而且味美。果实和种子成熟后，依靠风力、水力、果实自身的弹力及人类和动物的活动4种方式进行传播。

三、植物的分类、系统发育与进化

（一）植物系统分类的历史与研究现状

原始人类区分哪些植物可食用、哪些可治病、哪些有毒等等，可以看做是植物分类学的萌芽。后来在我国本草学的兴起带动了植物分类学的发展，如明朝李时珍（1518—1593）所著的《本草纲目》,记载了 1 195 种植物,分成草、禾、谷、果和菜 5 部。在欧洲，瑞典植物学家林奈，用雄蕊数目及着生情况作为分类标准，将植物分为 24 纲，是植物分类学的开始。自从达尔文（Darwin，1809—1882）进化学说建立以后，认为物种起源于变异和自然选择，认识到物种外部相似的程度仅能部分地反映它们血统上的亲缘关系，至此，植物分类逐渐走向“自然分类”的新阶段。

自然分类利用生物学各学科研究和提供的资料，就植物的形态、结构、细胞、分子、进化以至个体和系统发育等各方面综合深入地研究后，已提出了多个基本符合植物系统发育的分类系统。

6-4 基本符合植物系统发育的几种分类系统

总之，植物分类学既是一门古老的学科，又是一门在不断发展中的学科。细胞学、化学和分子生物学等新资料的出现，进一步补充了以前的各类分类资料。但是，形态学和解剖学的资料仍然是现代分类学的重要基础，将传统的方法和现代科学的知识和手段相结合，通过不断探索，有望建立一个比较自然的植物分类系统。

（二）植物的多样性及其各大类群

6-5 各类植物的基本特征

一般将自然界中植物分成低等植物和高等植物两大类。

低等植物是指无根、茎、叶分化，通常生活于水中或潮湿地方的植物。生殖器官常是单细胞的，有性生殖形成的合子不经过胚直接萌发成新植物体。低等植物可分为藻类（Algae）、地衣（Lichens）。而高等植物一般有根、茎、叶分化，有性生殖形成的合子经过胚的阶段再发育成植物体，包括苔藓、蕨类、裸子植物和被子植物，是目前地球上种类最丰富、与人类关系最密切的一大类植物。

种子植物（seed plant）是当今地球上分布最广、种类最丰富、占地球表面主导地位的植物类群。它包括 2 个门：裸子植物门（Gymnospermae）和被子植物门（Angiospermae）。

裸子植物出现于 3 亿年前的古生代晚期，最盛时期是在中生代，现存的裸子植物共有 12 科，71 属，约 800 种。我国是裸子植物种类最多、资源最丰富的国家之一，有 11科，41 属，约 240 种，其中不少是第三纪的孑遗植物，或称“活化石”植物。裸子植物通常分为 4 纲，即苏铁纲（Cycadopsida）、银杏纲（Ginkgopsida）、松柏纲（Coniferopsida）、买麻藤纲（Gnetopsida）。Judd 等人（1999）根据分子系统学证据也支持这一划分（图 6-9）。

被子植物是植物界最高级、种类最多的一个类群，起源于 1.8 亿年前的晚侏罗纪到早白垩纪。现知有 25 万多种，隶属于 1.26 万多属，约 383 科。我国有约 300 个科，3 100 余属，25 000 多种。自新生代以来，它们就在地球上占据绝对优势。被子植物之所以能有如此众多的种类、如此广泛的适应性，这与其结构上的复杂化、完善化，生殖方式的高效化和多样化，从而提高了生存竞争能力是分不开的。

（三）植物的系统发育与进化

达尔文的进化论主张生物是从无到有、从单细胞到多细胞、从简单到复杂逐渐演

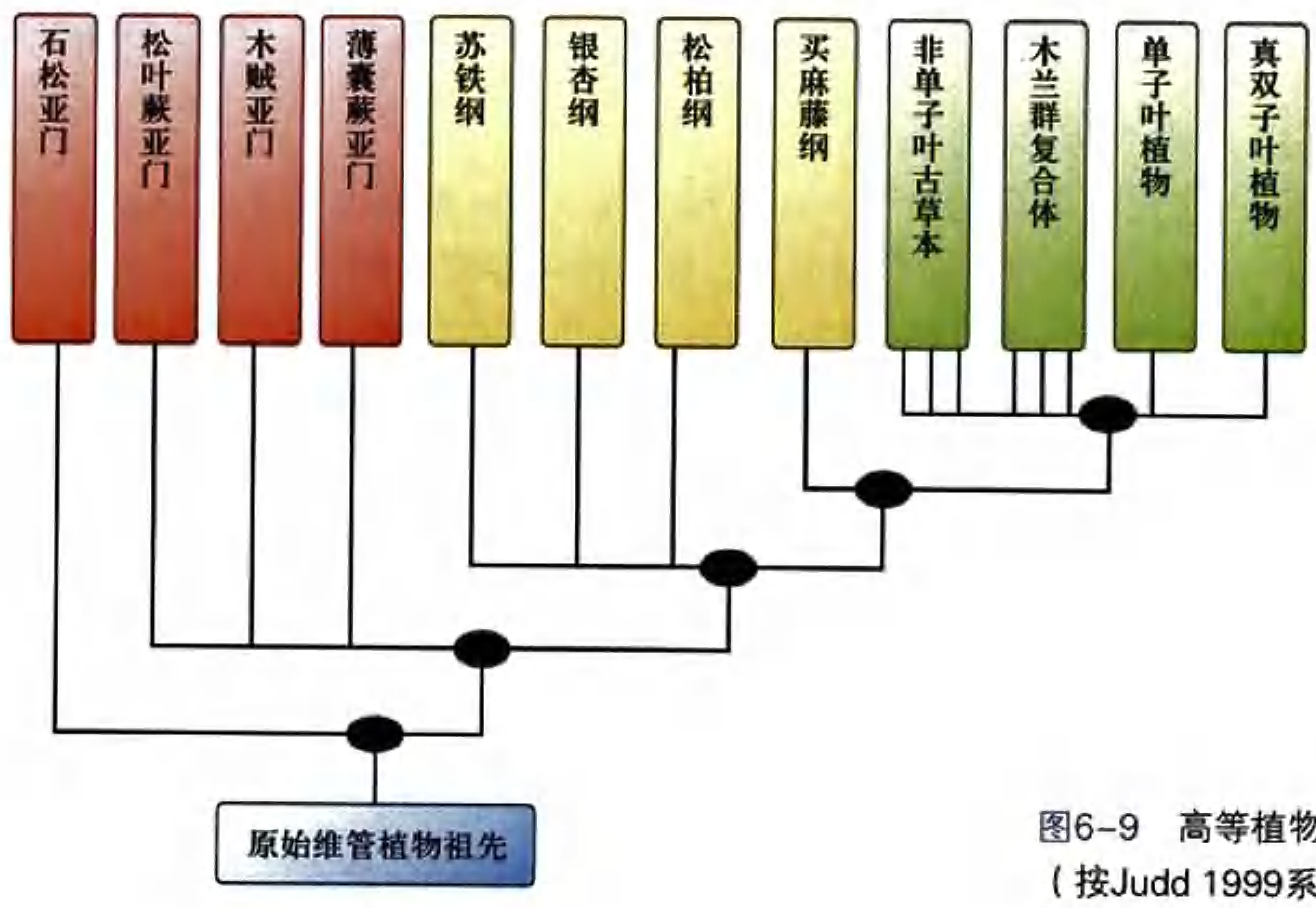


图6-9 高等植物的最新系统发育树（按Judd 1999系统编绘）

化形成的，主张物种起源于遗传变异和自然选择。100 多年来，这些认识推动了对整个植物界乃至整个生物界的研究和认识的发展。

1. 个体发育与系统发育

“生物的个体发育很大程度上反映了生物系统发育和进化的过程”，这个规律在植物界也反映出来。人们将古植物学（palaeobotany）、发育植物学（development botany）、分子遗传与分子进化（molecular genetics & evolution）和系统演化植物学结合起来，通过化石（地质发展史）、个体发育和 DNA 水平的分子进化 3 个方面，研究植物的发展历史。

个体发育（ontogeny），是指机体或其局部从发生到成熟的发展过程。对于植物个体来说，是指植株从种子萌发、开花结实形成种子，直到自然死亡为止的生活史，也就是植物个体生命活动的全过程，包含了生长发育、生理和遗传变异，从宏观的外部形态到细胞结构及 DNA、蛋白质等大分子变化的全过程。

系统发育（phylogeny），是指整个生物群的自然演化历史。对于植物界来说，是指从地球上出现能进行光合作用的蓝绿藻开始，发展到最高级的被子植物的过程。

后者的研究有较大的难度，但经过几代植物学家的努力，已经有了一个初步的轮廓，并在不断地完善它。20 世纪 80 年代以来，分子生物学理论的发展和新方法的出现，使一门新兴学科——分子系统学（molecular systematics）逐步形成，大大推进了植物系统发育的研究。

2. 植物的进化历史

植物进化的研究包括小进化（microevolution）和大进化（macroevolution）两个领域，前者研究近缘种间和种下遗传变异以及与环境的关系，包含遗传多样性（genetic diversity）和种群生态学（population ecology）的研究。后者研究种上水平的发生、发展和绝灭，主要通过不同地质年代的植物化石、现存植物的分布特点（植物地理学）来了解植物进化的历史概貌。

6-6 不同地质年代和不同时期占优势的植物类群和进化

四、植物在自然界中的重要地位

（一）植物给地表大气层带来氧气

地球形成初期是一个没有生命的世界。在地球的大气中，没有游离氧。地球上最早出现的原始生命，只能从分解过程中获取能量，属化能营养型生物。33 亿～ 35 亿年前，出现了有光合色素的蓝藻，才开始利用光能制造有机物并释放氧气，使大气中氧浓度逐渐增加，并慢慢在高空中形成臭氧层，阻挡住太阳紫外线的直接辐射，使地球的整个生态环境发生巨大改变。约 5 亿年前，地球大气中的氧仅为现在的 10%，但这时植物有了更大的发展，使大气氧逐步增加到现有水平。可以说，没有植物就没有大气氧的存在，就没有繁荣的生物世界，也就没有我们人类。由此可见，绿色植物在地球上的出现，推动了生物界的发展，使直接和间接依靠植物的动物界得以生存和发展。

（二）植物为地球上一切生命提供能源和食物来源

地球上所有生物的生命活动所利用的能量最终来自太阳的光能。只有绿色植物才能通过光合作用（photosynthesis），把光能转变成化学能，贮藏在光合作用的有机产物中。据估算，光合作用产生的干物质达到 171×10^{12}kg/a（其中陆地 116×10^{12}kg/a，海洋 55×10^{12}kg/a）。这些产物最初是糖类，在植物体内进一步同化为脂质、蛋白质等，通过食物链为人类、动物及各种异养生物提供了生命活动所不可缺少的能源和食物来源。人类日常利用的煤炭、石油、天然气等矿物能源物质，也主要由绿色植物的遗体经地质变迁形成。

（三）植物参与土壤形成，为一切生物创造栖息地

地球表面土壤的形成，主要是因为植物的参与。细菌和地衣对岩石表面侵蚀，形成了初步风化的成土母质，再经苔藓植物、草本和木本植物的生长，在漫长岁月中，以强大根系吸收母质中的有效矿物质，使养分形成有机态，固定在植物体中。植物和其他生物死亡后，尸体经异养微生物分解，部分养料可供植物再利用，另一部分形成腐殖质，改善了土壤母质的理化性质，使土壤变成具有一定结构和肥力的基质。经过长期利用，土壤渐趋成熟，为绝大多数植物和部分动物在其中滋生繁衍创造了条件。

（四）植物是自然界物质循环的重要环节

自然界中有各种物质循环，绿色植物和非绿色植物在其中起着重要的作用。包括碳循环、氧循环、氮循环、水循环等（参看本书第七章生态系统部分），自然界中各种元素的循环均离不开植物的参与。

（五）植物是人类的亲密朋友

人类衣、食、住、行所需的许多东西都直接或间接地来自植物。

农业离不开植物，要使农、林、牧、副、渔有一个全面、综合大发展，需要对植物进行深入的研究，进而改造植物和利用植物。一大批基因工程及分子育种产生的新品种已为人类提供了更有效的食物。

在工业方面，人类使用的煤、石油、天然气等矿物能源均来自古代的植物遗体。制糖、油脂、酿造、食品、建筑、橡胶、纺织、油漆、造纸、化妆品等工业，需要植物或农作物提供原料。酿造、发酵工业利用微生物制酒、醋、酱油、腐乳、醇类、有机酸、维生素、激素等，还可从发酵产品中提取淀粉酶、蛋白酶等有应用价值的酶类。

在医药方面，我国中医药宝库主要以植物为基础。植物所含的生物碱、黄酮、皂苷、

挥发油等有效成分是制药的原料；利用基因工程和微生物发酵，提取多种抗生素以及血凝素、辅酶A等医药产品，已成为当今医药工业极为重要的部分。

在保护和改造环境、绿化和美化环境方面，更是离不开植物。

现代化建设，离不开植物资源的研究、开发和利用。新的栽培植物正在不断出现，新的药用植物和特殊用途植物也在不断被发现。植物资源的研究已成为现代工、农业发展的重要基础之一。值得我们警觉的是，我国森林覆盖率目前仅为12%，许多植物种类已处于濒危状态，合理地开发、保护、繁育和利用植物资源将是21世纪我们面临的重要任务。

地球离不开植物，人类需要植物。保护植物、保护我们的朋友，就是保护人类自己。

第三节 灿烂多姿的动物世界

一、主要动物类群的基本特征和代表种类

全球已有记录的动物物种约有170万种，其物种多样性远远超过其他生物门类的总和。不少动物学家认为，至少还应有超过这个数字30倍的动物物种尚未被发现。分类学家根据其细胞、组织的分化，以及体型、胚层、体腔等内部器官的布局等特点将整个动物界分为若干门类。依据近年来多数学者的意见，除单细胞的原生动物外，我们能将已发现的多细胞动物（即后生动物，Metazoa）分为32个门类。重要动物门类的进化关系可以用动物系统树的形式表示，通常把众多的动物门类划分为无脊椎动物（invertebrate）和脊椎动物（vertebrate）两大类。这两者的最重要的区别在于：前者没有脊索、咽鳃裂和背神经管这样一些重要结构。下面简单介绍现存动物界主要门类的一些主要特征。

6-7 动物系统树

（一）无脊椎动物

无脊椎动物分为30多个门，常见的有八九个主要门类。

6-8 无脊椎动物的几个主要类群

主要门类	举　例
原生动物门	变形虫，草履虫
海绵动物门	偕老同穴
腔肠动物门	水螅，海蜇
扁形动物门	血吸虫
线虫动物门	蛔虫，秀丽隐杆线虫
环节动物门	沙蚕，蚯蚓，蚂蟥
软体动物门	贝类，章鱼
节肢动物门	昆虫，蜘蛛，虾，蟹
棘皮动物门	海星，海胆，海参

（二）脊索动物

脊索动物是动物界中最高等的一个群，约45 000种。

1. 脊索动物的特征

（1）具脊索

脊索位于消化管背面，贯穿身体长轴，由结缔组织构成，起支持身体的作用。低等脊索动物终生保留脊索。高等脊椎动物仅在胚胎时期有脊索，成长后由脊椎取代。

（2）具神经管

神经管是脊索动物的中枢神经系统，呈管状，包括脑与脊髓两部分，位于脊索背面。

而无脊椎动物的中枢神经系统位于身体腹面，是由神经细胞和神经纤维构成的实心结构。

（3）具鳃裂

在咽部两侧有成对排列、数目不等的裂缝，此即鳃裂，鳃裂壁上有鳃，是呼吸器官，低等水栖脊索动物的鳃裂终生存在。蛙、鸟、兽等高等脊椎动物只在胚胎或幼体（如蝌蚪）时期存在，成体则由鳃或肺取代。

2. 脊索动物门

脊索动物门包含 3 个亚门：尾索亚门，如：海鞘；头索亚门，如：文昌鱼；脊椎动物亚门，如哺乳动物。

6-9 原索动物

尾索亚门和头索亚门又可统称为原索动物。

3. 脊椎动物

脊椎动物最重要的特征是：脊索或多或少被脊柱所代替，脑和感觉器官集中于前端形成明显的头部。本亚门包括 6 个纲，44 000 余种。

6-10 脊椎动物亚门6个纲的主要特征

脊椎动物的 6 个纲	举　例
圆口纲	七鳃鳗
鱼纲	鲤鱼，鲫鱼，带鱼，黄鱼
两栖纲	蟾蜍，青蛙，蝾螈
爬行纲	龟，鳖，蜥蜴，蛇，鳄
鸟纲	鹰，鹤，麻雀
哺乳纲	鲸，蝙蝠，虎，猴，人

二、动物体的结构、功能及演化

动物为异养生物，需直接从外部环境获取食物，得到蛋白质、糖类、脂肪、矿物质、水和维生素等营养物质。通常依据食性可将动物分为：食草、食沉渣、食液体和食肉动物，以及杂食动物和滤食动物。在进化过程中，动物消化系统也经历了从简单到复杂的演变历程。

6-11 动物消化系统的演化

（一）动物的消化系统

以人体为例，消化系统由消化管和消化腺两大部分组成。口腔咀嚼和消化管蠕动起机械性消化的作用，消化腺分泌的消化液起化学消化作用。消化管还承担养分吸收和粪便排出的功能。

1. 消化管的结构与功能

人的消化管全长可达 9 m，分为口腔、咽、食管、胃、小肠、大肠和直肠等，最后经肛门通向体外（图 6-10）。口腔中的牙齿是所有器官中最坚硬的，是有力的咀嚼器官。

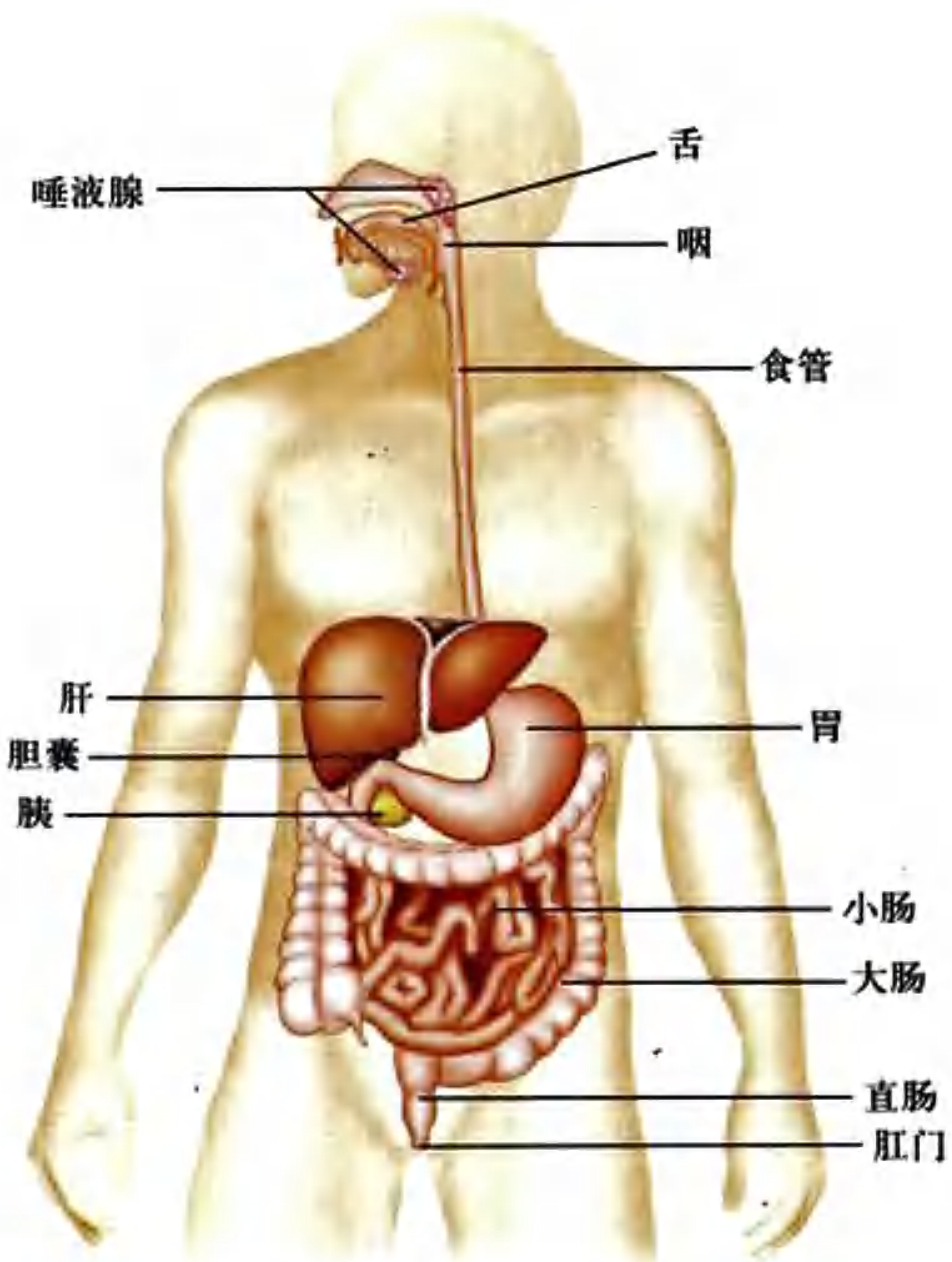


图6-10 人的消化系统

舌为肌肉质，上具味蕾，能辨别味道，为味觉器官；咽位于消化管与呼吸道的交叉处，前接口腔，后接食管和喉。吞咽食物时，喉部的会厌软骨能紧盖喉门，封闭咽与喉的通路，此时呼吸暂停，食物经咽进入食管。食管是食物从口腔进入胃的通道；胃位于腹腔上方，其前端以贲门与食管相连，中间为胃底与胃体，后端以幽门与小肠相连；小肠可区分为十二指肠、空肠和回肠，全长可达 6 m，是主要的消化、吸收器官；大肠可分为盲肠、阑尾、升结肠、横结肠、降结肠、乙状结肠和直肠，主要功能为吸收水分、电解质及形成粪便。

6-12 人体消化管的细微结构及其他脊椎动物的消化管结构

2. 消化腺的组成与功能

人体消化腺体主要有唾液腺、胃腺、小肠腺、胰腺和肝等，它们分泌的消化液帮助将食物中复杂的大分子分解为简单的小分子，便于细胞吸收。

6-13 人体消化腺的组成和功能

肝是人体最大的消化腺，它分泌胆汁，汇集于胆囊，通过胆管流入十二指肠，对脂肪的消化和吸收具有重要作用。实际上，肝还承担着许多全身性重要的生理功能。例如，肝是维持血糖水平相对稳定的主要器官，既能将血液中多余的葡萄糖转化为肝糖原加以贮存，也能把贮存的肝糖原分解成葡萄糖而加以利用；肝也是蛋白质合成的重要部位，如许多血浆蛋白的合成；肝还具有重要的解毒功能，如能把有毒的代谢产物、药物中有毒化合物、酒精以及香烟中尼古丁等加以分解和排除，还能把氨转化成尿素，从而大大降低含氮废物的毒性等；肝中的巨噬细胞（枯否氏细胞）具有吞噬功能，不仅能吞噬衰老的红细胞，也能清除从胃肠进入静脉的细菌、病毒和异物等，因而具有防御作用；肝还是人体重要的产热器官，人体在宁静时所产热量约有 1/3 来自肝。

（二）动物的气体交换与血液循环

1. 动物的呼吸过程

（1）动物体与外界的气体交换

细胞代谢的进行，需要不断地摄入氧气，排出二氧化碳，这个过程称为呼吸。多

· 关爱生命 ·

乙型肝炎的危害和预防

肝是人体非常重要的器官，肝的各种病变会影响人的健康，严重时甚至死亡。我国是乙型肝炎（即乙肝，HBV）的高流行区，现有乙肝病毒携带者1.3亿人，占总人口的10%左右，发病人数约3 000万。乙肝被认为是影响国人健康的头号凶手。人被乙肝病毒感染后，一般会呈亚临床感染状态或急性乙肝发病，但90%以上感染者能迅速康复，成为具乙肝免疫力的健康人，因此，乙肝并不十分可怕。

乙肝病毒携带者，主要表现为病毒表面抗原长期阳性（可能终身阳性），这些人的肝功能可长期正常，肝组织也无明显损伤，工作和生活能力上同健康人并无区别；但可能会有部分人转化为慢性肝炎，主要表现为反复转氨酶升高等肝功能异常。大部分患者病情进展较为缓慢，但少数乙肝病毒携带者和慢性乙肝患者可转化为肝硬化和肝癌，所以对乙肝应予以高度重视。

乙肝主要是经血液传播的疾病，也可通过破损的皮肤、黏膜伤口进入机体而造成感染。另外，HBV的一个重要传染途径为母婴传播，新生儿出生时，由于与携带HBV母亲的黏膜皮肤等接触，可能被传染上，据统计，约有1/4的HBV携带者由母婴传播造成。1992年以后，我国开展对新生儿的计划免疫，使母婴传播有所抑制。

第二是不安全注射。因为未采用一人一针，非一次性针筒的反复使用，消毒不完全而造成感染。1996年有关部门在中西部地区的一次调研时发现，99%的注射是使用非一次性注射器。这也与社会经济发展水平和人们的卫生意识密切相关，估计，1/3的HBV携带者源自不安全注射感染。

第三是吸毒、性混乱和同性恋群体。吸毒针头互用和滥交往都可导致感染。

再加上在各种药物治疗中，病毒抵抗力也在增加，并且时有变异的新病毒出现，使治疗更加困难。

乙肝患者及乙肝病毒携带者均具有传染性，但只有在上述情况和条件下才会造成传染，正常的呼吸和消化道不会传染，而且不经血液、体液的一般接触也不会造成传染。

乙肝病毒携带者并不是乙肝患者，在工作和生活能力上与一般健康人无区别。乙肝病毒携带者在日常生活、工作、学习和社会活动中不会对周围人群和环境构成威胁。除不能献血、不宜参加体能负荷超常的特殊训练或职业，不宜担任手术治疗科室的医务人员外，其就学、就业、结婚及参加社会活动均不应受限，更不应受到歧视，他们的人格和个人隐私应得到社会和公众的尊重。

乙肝病毒携带者平时生活应注意以下几点：

第一，日常生活中应避免饮酒和过度疲劳，并注意预防其他感染性疾病。

第二，应采取分用餐具、剃须刀和牙签等卫生预防措施。

第三，女性患者应注意经期卫生，性生活时男性应使用安全套。

第四，就医时需向医护人员说明患病情况。

最后，乙肝病毒携带者，每6个月应进行一次乙肝病毒血清学和肝功能生化指标的检测。

细胞动物的体细胞通常不能直接从外界摄取O_2并排出CO_2，必须依赖呼吸系统与外界环境进行上述气体交换。绝大多数多细胞动物的呼吸过程，包含以下3个环节：

首先是外呼吸，通过呼吸器官进行气体交换，即吸气时，把外界环境中的O_2吸入体内，呼气时，把体内CO_2排出体外。

其次是气体在血（体）液中的运输，将 O_2 从呼吸器官经过循环系统运送到各种组织的每个细胞。

最后是内呼吸，又称组织呼吸，即血（体）液与组织细胞之间的气体交换，把 O_2 运输到细胞内，把细胞在代谢过程中产生的 CO_2 释放到血（体）液中，最终将其排出体外。

（2）人体呼吸系统

动物呼吸系统也经历一个演化过程。哺乳类呼吸系统在所有动物中最为发达。以人为例，整个呼吸系统包括鼻（鼻孔和鼻腔）、咽、喉、气管、支气管和肺（图 6-11）。前五者在呼吸过程中仅为气体进出肺的通道，因此称为呼吸道，肺是气体交换中最重要的部位。

6-14 呼吸系统的演化

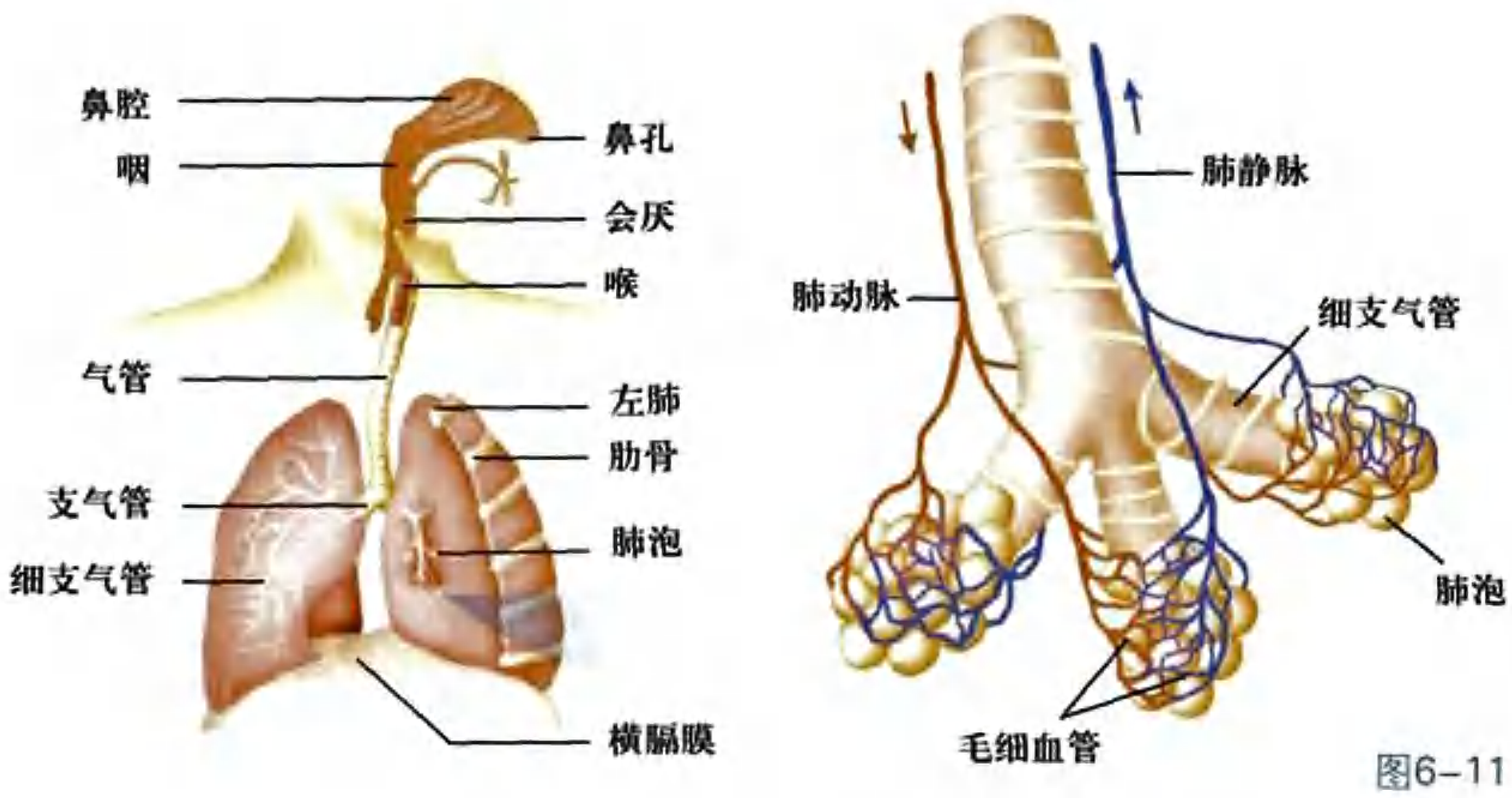


图6-11 人的呼吸系统

人的肺位于密闭的胸腔中，右肺分为上、中、下三叶，左肺分为上下两叶，海绵状构造，其表面包以一层光滑而湿润的胸膜。支气管入肺后一再分支，最后成终末支气管和呼吸细支气管，故肺实际上是一反复分支的支气管树。呼吸细支气管末端膨大为囊状，称为肺泡管，肺泡管壁向外凸出形成半球形的盲囊，即为肺泡（alveolus）。肺泡由一层扁平上皮细胞和若干弹性组织构成，外面与丰富的微血管网紧紧相贴，吸入的空气在此处与微血管内的血液进行气体交换，所以肺泡是气体交换的结构和功能单位。人体肺泡总数在 7 亿个以上，其总面积可达 50 ～ 100 m^2，是人体表面积的 50 ～ 100 倍。肺泡壁与相邻的毛细血管壁仅 1 个细胞的厚度，因此气体交换的距离短、速度快、效率高。

6-15 人呼吸时胸腔的扩大和缩小

人气体交换，包括肺泡和血液之间、血液和组织之间、O_2 和 CO_2 之间的交换。气体交换的动力是气体分压差，肺泡内 O_2 分压高于静脉血分压，而 CO_2 分压则低于静脉血。因此，O_2 由肺泡向静脉血扩张，而 CO_2 则由静脉血向肺泡扩散，经气体交换后静脉血变成动脉血。动脉血与组织之间也是借助分压差使 O_2 向组织扩散，而 CO_2 向血液扩散，结果使动脉血变成了静脉血。

2. 动物的血液循环

动物的血液循环，作为一个高效的运载系统逐渐演化产生，将动物在呼吸器官获得的 O_2、消化器官获取的营养物质、内分泌系统分泌的激素等运送到身体的每个细胞，又将各组织细胞产生的代谢物运送至具排泄功能的器官并排出体外。

6-16 循环系统的演化

血液循环系统由心脏、动脉、毛细血管、静脉和血液所组成，血液流动主要靠心脏的搏动。从无脊椎动物到脊椎动物，血液循环系统随着体腔的愈益发达，从开管式循环演化为闭管式循环。由于进化程度的不同，各类动物的心脏形态结构特征和血液循环线路都有明显的差别。以下着重介绍人体的循环系统：

① 人体循环系统的运作　人的血液循环分为体循环、肺循环和冠状动脉循环。体循环从左心室泵出动脉血，经各级主动脉，再到全身各器官组织的毛细血管，进行物质交换后变成静脉血，回流到右心房。由于这条途径较长，还可称为大（体）循环。肺循环从右心室输出静脉血，经肺动脉到肺泡毛细血管，经气体交换后，变成动脉血，再由肺静脉回到左心房。由于这条途径较短，也可称为小（肺）循环（图 6-12）。心脏的厚壁使得心肌细胞不能直接从心腔的血液中取得营养物质和 O_2，所以心脏有专门的血管系统提供运输和供给。大动脉在离开心脏处分出左右 2 支冠状动脉并深入心脏厚壁中，最后形成毛细血管网分布于心脏肌层各处。血液在毛细血管网中与心肌壁组织实行物质和气体交换，然后流入小静脉、冠状静脉，最后流入右心房，这就是冠状动脉循环。冠状动脉硬化或者堵塞，都将引起心肌死亡。

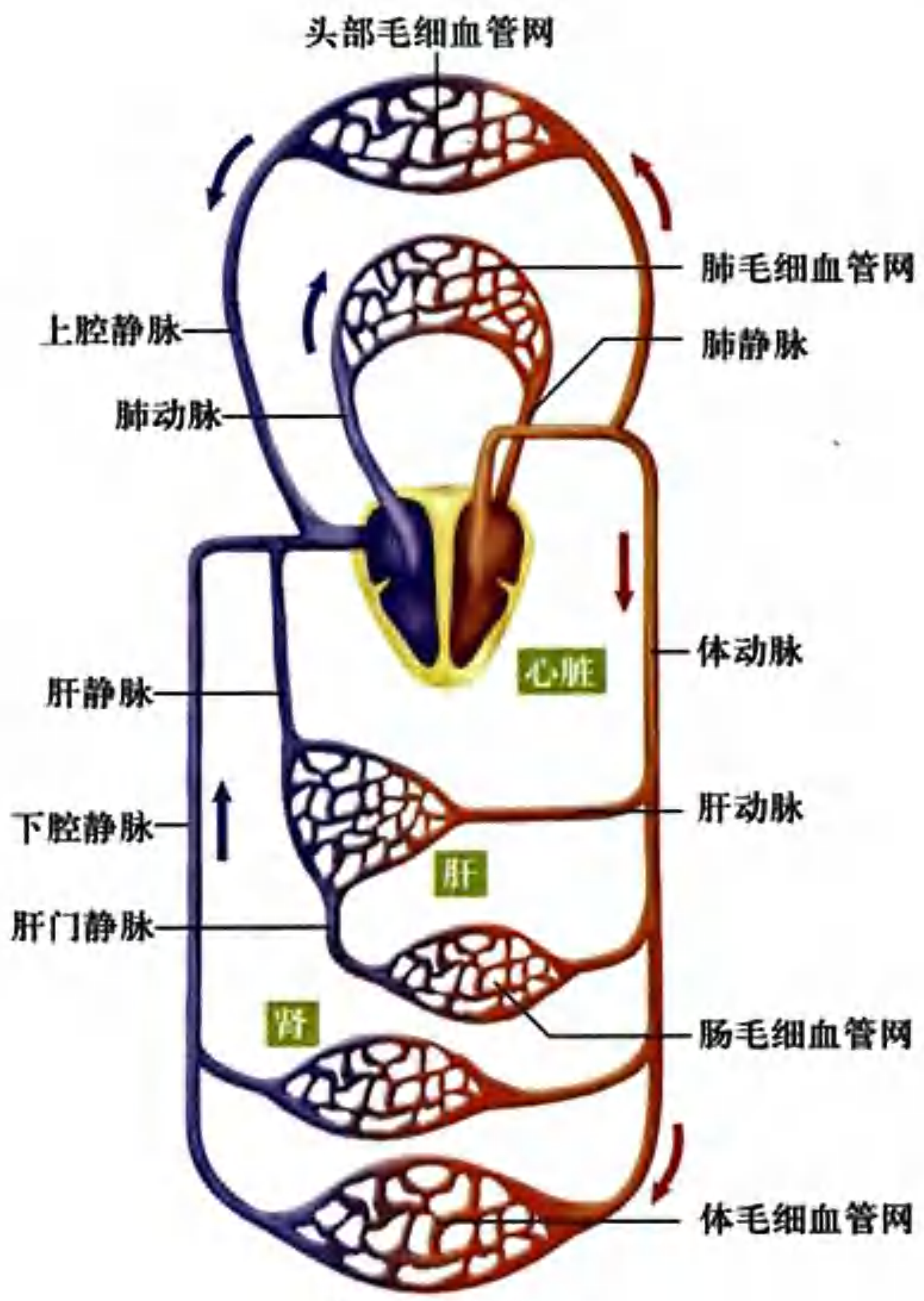


图6-12　人体血液循环系统示意

② 心脏的结构与功能　心脏为一中空的肌性器官（图 6-13）。心壁由内向外分为心内膜、心肌层和心外膜。心内膜与血管内皮相连续，表面光滑，利于血液流动。心内膜可突入心脏形成瓣膜，它能控制心脏血液流动的方向。主要的瓣膜有 3 处：左心房与左心室间的左房室瓣（二尖瓣，也称僧帽瓣），右心房与右心室间的右房室瓣（即三尖瓣），右心室与肺动脉间的半月瓣。心肌层由心肌细胞构成，其中心房肌层较薄，心室肌层，尤其是左心室的肌层较厚。心外膜除了上皮组织和结缔组织外，还有少量

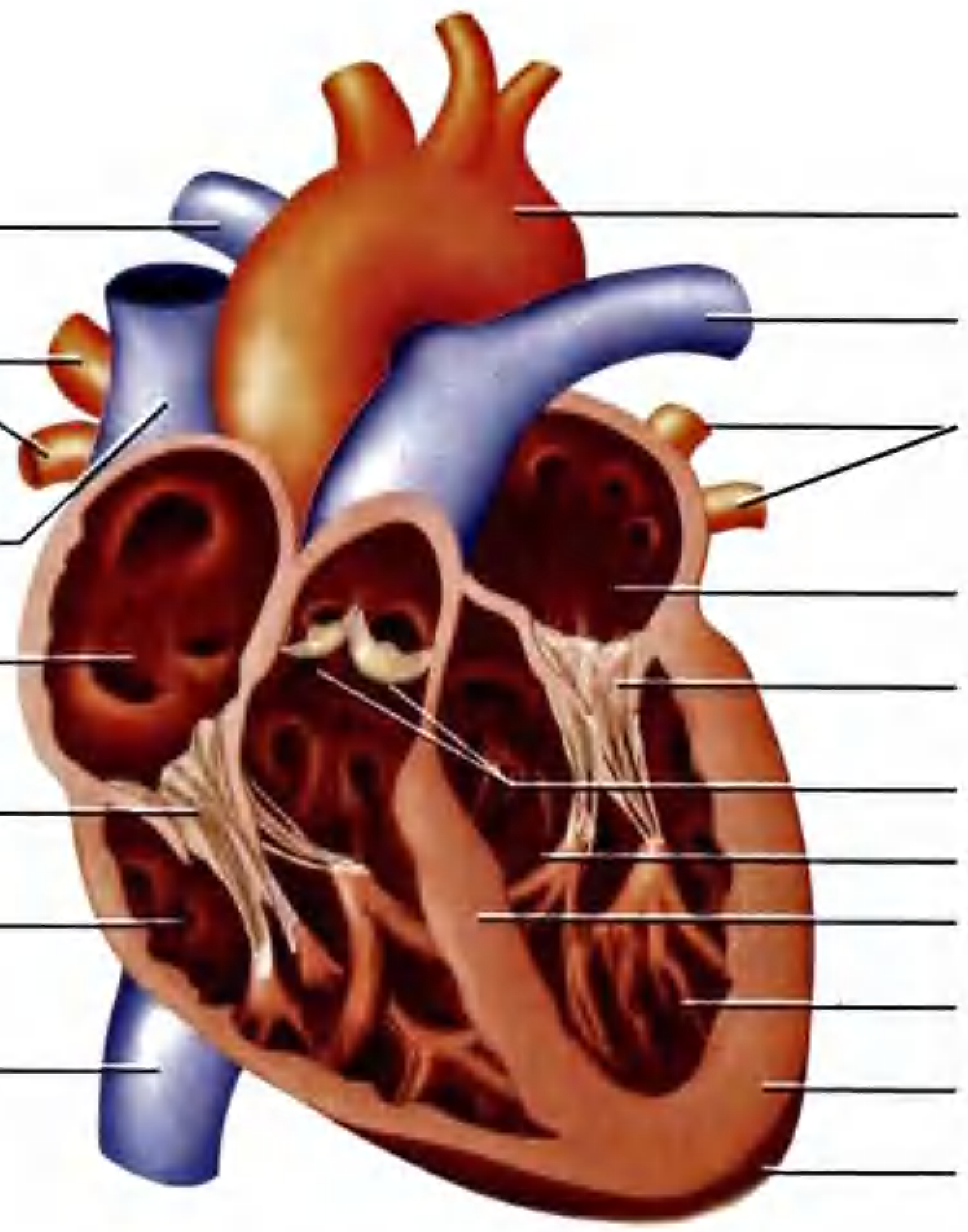


图6-13　人心脏结构

的脂肪，它与包在心外坚韧的心包膜在大血管处相连，形成封闭的心包腔。心包腔内有少量体液，可避免心脏与周围组织相摩擦而造成损伤，并能限制心脏过分扩大。

③ 血液的组成与功能　人的血液由血浆和血细胞所组成。血浆相当于结缔组织的细胞间质，占血液容积的 55%，其中含有水分（90%～92%）、蛋白质（6.2%～7.9%）、无机盐（约 0.9%）及少量非蛋白含氮物质等。血浆中纤维蛋白原在血管破裂、血液流出时，经凝血酶的作用，能转变为不溶解的纤维蛋白，使血液凝固成血块，这时能析出透明的黄色液体，称为血清。血细胞是血液的有形成分，参与下述血液的各种功能。

6-17　人体各种血细胞的特征和作用

血液的功能可以概括为以下 3 个方面：首先是运载功能，运送 O_2、CO_2、激素、营养物质和代谢废物等；其次，在维持内环境的相对稳定中起着重要的作用，如维持 pH、体温的稳定；第三是防御和保护功能，参与防御的巨噬细胞、淋巴细胞、抗体等成分都靠血液运至身体各处。

（三）动物的排泄和水盐平衡

动物将分解代谢的终末产物排放至体外的过程即为排泄（excretion），排泄还与动物体内外水盐平衡的调节——渗透压的调节作用密切相关。排泄过程通常依赖于排泄器官来执行。

6-18　排泄系统的演化

1. 肾的结构与功能

肾（kidney）是脊椎动物主要的渗透调节和排泄器官，其中哺乳动物排泄器官的结构与功能也最为复杂和完善。以人为例，排泄器官由肾（kidney）、输尿管（ureter）、膀胱（urinary bladder）和尿道（urethra）所组成，肾通常位于第 11 胸椎到第 3 腰椎之间的脊柱两侧，左右各一，左肾较右肾略高。肾的解剖结构，从外至内侧依次可分为皮质、髓质和肾盂 3 部分，肾盂连接输尿管（图 6-14）。

肾单位（nephron）是肾的功能单位（图 6-14），位于皮质和髓质内，人有 100 万～200 万以上的肾单位。每一肾单位均由肾小体（renal corpuscle）和肾小管（renal tubule）组成。肾小体又由肾小球（renal glomerulus）和肾小囊（renal capsule），即包曼氏囊（Bowman's

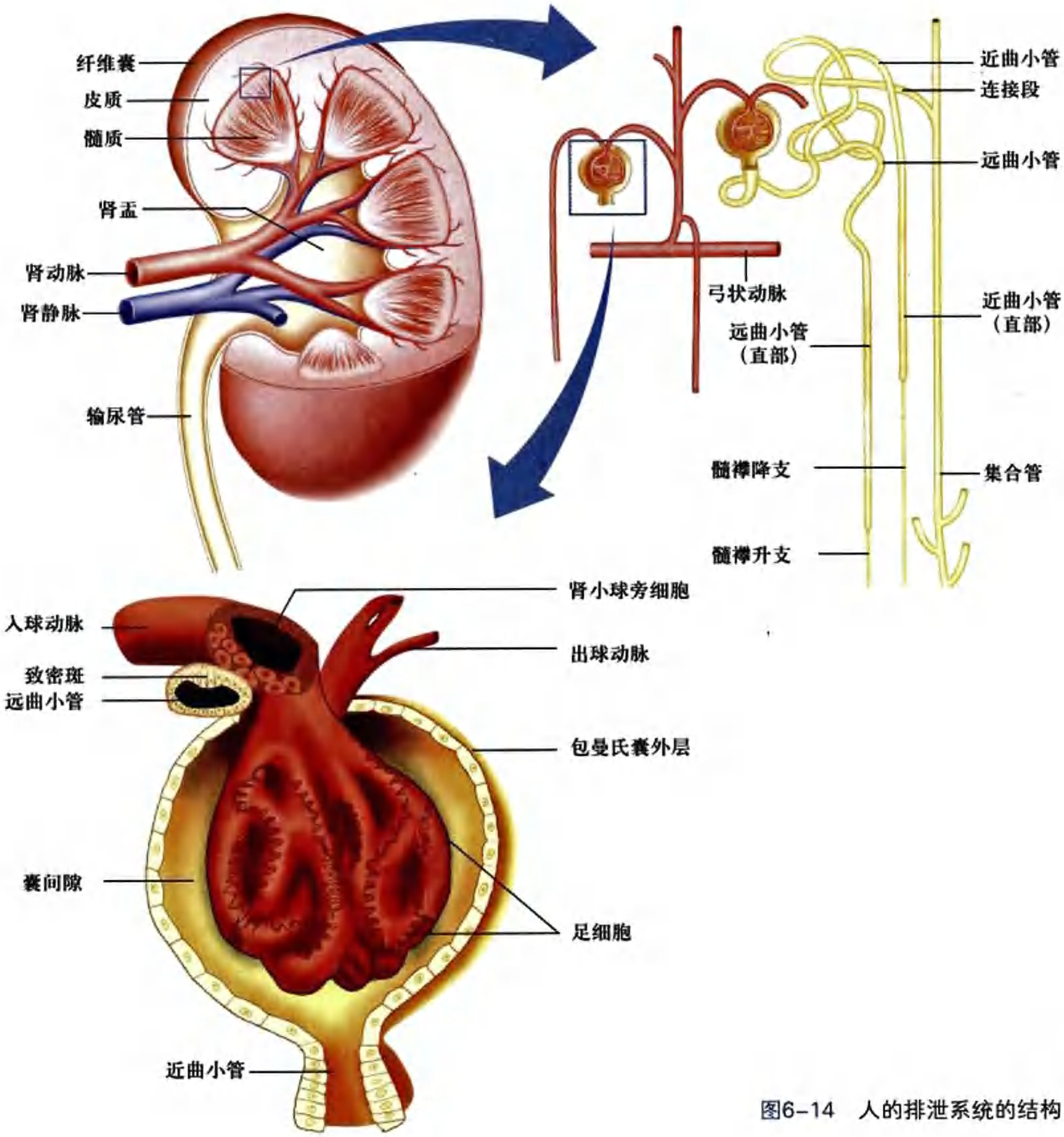


图6-14　人的排泄系统的结构

capsule）组成，肾小体的直径约为200 μm，为肾单位的起始部位。肾小球始于1条粗短的入球小动脉（afferent arteriole），进入肾小囊后分成许多毛细血管弯曲盘绕成球状结构，最后这些毛细血管又汇成1条出球小动脉（efferent arteriole）并离开肾小球。这种构造使肾小球的血压较高，是肾小球具有滤过作用的重要因素。肾小囊具双层壁，呈杯状，两壁之间的空腔称囊间隙（也称囊腔）。肾小囊内壁由足细胞（podocyte）组成，它包在肾小球微血管的外面。足细胞突起之间有缝隙，进入肾小球微血管的血液滤出液，即从此缝隙渗入至囊间隙，并进入肾小管。肾小管分为近曲小管（proximal convoluted tubule）、髓襻即亨氏襻（Henle's loop）和远曲小管（distal convoluted tubule）3部分，其中近曲小管前端与肾小囊相连，后端与髓襻的降支相连，髓襻的升支与远曲小管相通。所有肾小管的远曲小管连接到较粗的集合小管，各集合小管再汇合成集合管，经肾盂和输尿管，最后进入膀胱。

- 肾单位
  - 肾小体
    - 肾小球（毛细血管球）
    - 肾小囊（内、外两层上皮，中间为囊间隙）
  - 肾小管
    - 近曲小管
      - 曲部
      - 直部
    - 远曲小管
      - 直部
      - 曲部
    - 近曲小管直部、远曲小管直部：髓襻（亨氏襻）

图6-15　肾单位结构层次

上述肾单位各部分之间的关系如图 6-15 所示。

2. 人体的水盐平衡

6-19　其他脊椎动物的水盐平衡

肾小球的作用是过滤，正常人 1 天的滤出液约为 180 L，几乎是人体全部液体量的 4.5 倍，滤出液经肾小管的重吸收、分泌和浓缩最后形成终尿。主要的重吸收部位是近曲小管，滤出液中葡萄糖、氨基酸、维生素和大部分 NaCl 都被肾小管上皮细胞重吸收，并转移到附近的血管中；主要的分泌部位是远曲小管，血液中的 K^+、H^+、NH_4^+ 和 HCO_3^- 等离子都在这里分泌到滤出液中，当血液的 pH 升高时，血液中 H^+ 就转移到滤出液中，当血液的 pH 降低时，血液中 HCO_3^- 及其他能与 H^+ 结合的离子就被转移到滤出液中，最终随尿排出；浓缩的主要部位是集合管，髓襻可以逆梯度交换，它的作用是将周围的体液造成一个 Na^+ 的浓度梯度，水可从滤出液中排出，使滤出液得以浓缩。尿液经输尿管、膀胱和尿道最后排出体外。

（四）动物的神经系统

6-20　神经系统的演化

脊椎动物神经系统的发生与无脊椎动物不同，需历经神经胚阶段，由神经板内陷成神经管进一步分化为端脑（大脑）、间脑、中脑、小脑和延脑；延脑之后的神经管发育成为脊髓。

1. 中枢神经系统

脑和脊髓为中枢神经系统，而从脑发出的脑神经和从脊髓发生的脊神经属于周围神经系统。从鱼类到哺乳类，脊椎动物脑的进化总趋势为：大脑日益发达，小脑越来越重要，中脑则相对变小，重要性也逐渐降低（图 6-16）。

从一些高等的爬行类开始，大脑半球前部表面开始由灰质构成大脑皮质，即出现了新脑皮。哺乳动物大脑的新脑皮高度发达，成为高级神经活动中心。

人类大脑表面全是新脑皮，并在表面出现褶叠，形成沟和回，使大脑表面积大为扩大，把大脑皮质（新脑皮）展开后的面积可达 0.5 m^2，皮质是身体各部分各种感觉和运动的控制和协调中心。根据功能的不同可把大脑皮质划分为感觉区和运动区（参见图 4-6 和图 4-7），在大脑中央沟之前为运动区，而沟后则为感觉区。通常动物大脑越大，沟回越多，固定的感觉区和运动区就相对越小。人大脑皮质的上述两区都很小，大部分是联络区。人大脑联络区的神经元不直接与感觉器官或肌肉相连，它们是连通大脑各区以及大脑和脑其他部分的中间神经元。联络区非常重要，诸如人的记忆、推理、学习、想象、心理活动等高级的智慧活动和各种复杂的本能行为等都必须依赖于联络区，甚至人的个性也和联络区有关。由于新脑皮的发展，原脑皮被挤到里面，成为海马体，其作用仍十分重要，除嗅觉功能外，还有许多与嗅觉无关的作用，如能对激动进行控制及具有记忆功能等。

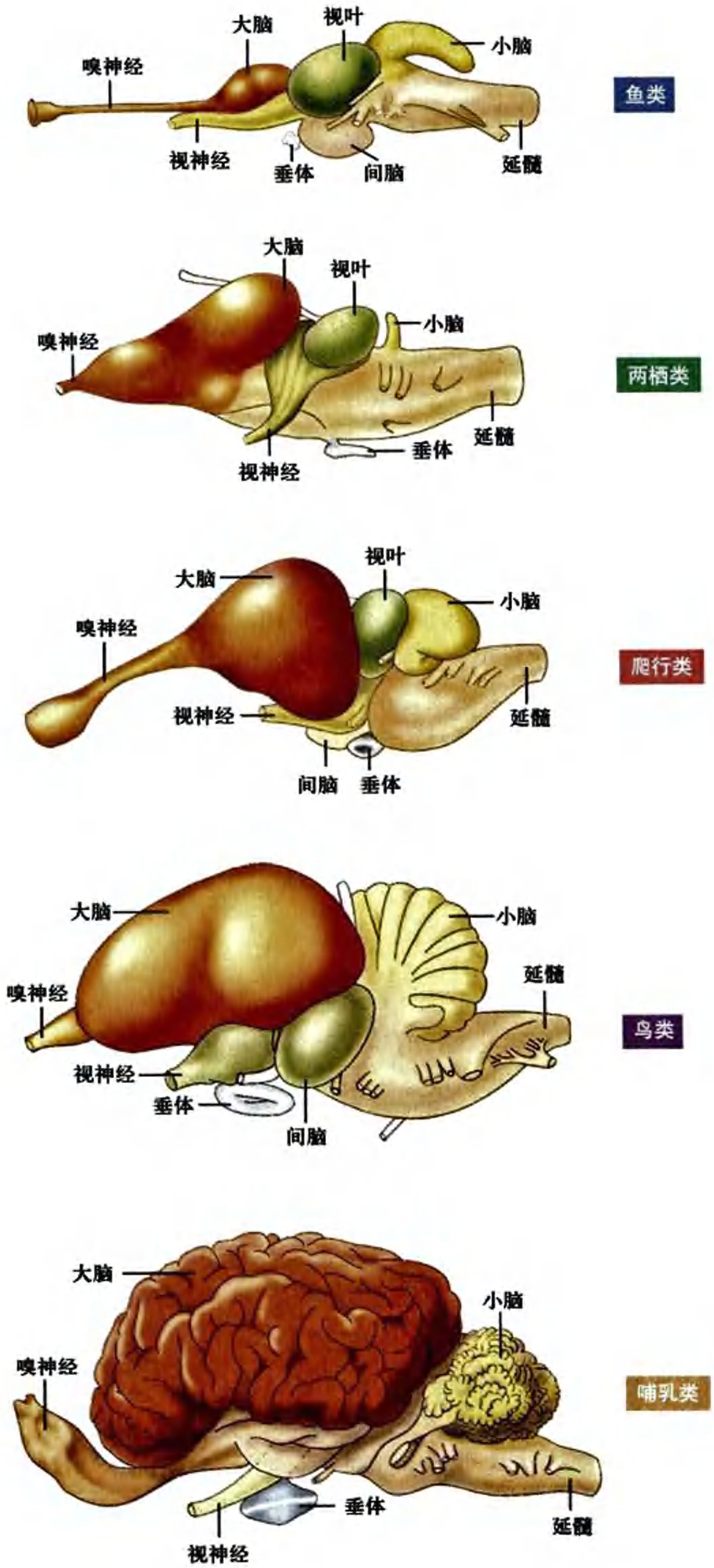

大脑
视叶
小脑
嗅神经
视神经
垂体
间脑
延髓
鱼类
大脑
视叶
小脑
嗅神经
两栖类
延髓
垂体
视神经
视叶
大脑
小脑
嗅神经
爬行类
视神经
延髓
间脑
垂体
大脑
小脑
延髓
嗅神经
鸟类
视神经
垂体
间脑
大脑
小脑
嗅神经
哺乳类
垂体
延髓
视神经

图6-16　脑的演化

间脑位于大脑后方，其主要部分是丘脑（视丘），内部具第三脑室，背面常被中脑的视叶所遮盖。间脑腹面的前方有视神经，并形成神经交叉，交叉的后方有一椭圆形的漏斗即与其相连的垂体，这是所有脊椎动物间脑的基本特征。哺乳动物的丘脑是重要的感觉整合中心，但大脑取代了丘脑的一部分功能。除嗅觉外，来自各感受器的冲动在传到大脑前都要通过丘脑，在丘脑转换神经元后才进入大脑。

中脑位于间脑和延脑之间。由于哺乳类新脑皮取代了中脑的许多功能，故中脑不发达，但中脑上部的四叠体发达，为视觉和听觉的反射中枢。

后脑（菱脑）演化过程中，其背部前端发展成为小脑，后端成为延脑。哺乳类小脑形成了小脑半球，并具小脑皮质（又称新小脑），其表面也出现了许多沟与回，这是哺乳类特有的结构。小脑是脊椎动物的运动中枢；延脑是脊椎动物各种基本生命活动的中枢，如呼吸、心跳、血压以及控制吞咽、咳嗽、喷嚏和呕吐等中枢都在延脑。脑桥主要由联系延脑及其前面脑的各部分的神经束所组成。脑桥中具横向排列的神经束与小脑相通，可协调小脑左右两半球的活动。

2. 周围神经系统

将中枢神经系统与身体各部分联系起来的神经称为周围神经系统。脊椎动物的周围神经系统包括从脑和脊髓发生的脑神经和脊神经，以及支配内脏器官的植物神经。

人体有 12 对脑神经，包括感觉神经、运动神经和混合神经。人脊神经都是由脊髓两侧的背根和腹根混合成的、既有感觉神经又有运动神经的混合神经，有 31 对脊神经联系身体一定部位的感受器和效应器。

6-21 脑神经的起点、分布和功能

植物性神经系统又称自主神经系统，是指分布到心、肺、消化管及其他内脏器官的神经而言，它们由交感神经系统和副交感神经系统组成，其主要机能见表 6-3。交感神经从脊髓的胸、腰段发出，而副交感神经则从中脑、延脑和脊髓的荐段发出。这一系统的主要特点，一是不受大脑控制，二是每个内脏器官同时接受作用正好相反的交感神经和副交感神经纤维的支配。

表6-3 植物性神经系统的机能

支配器官	交感神经系统	副交感神经系统
心脏	加速心搏	减慢心搏
动脉	收缩动脉及升高血压	扩张动脉及降低血压
消化管	减慢蠕动和降低腺体活动	加速蠕动和增加腺体活动
膀胱	松弛膀胱	收缩膀胱
支气管肌肉	扩张通道利于呼吸	收缩通道
虹膜	扩张瞳孔	收缩瞳孔
汗腺	增加分泌	降低分泌
竖毛肌	收缩，引起毛发竖立	松弛，使毛发放平

（五）动物的生殖方式和发育

1. 动物生殖方式的演化

动物生殖是生命延续、种群繁衍的基础，其生殖方式可分为无性生殖和有性生殖两种。

6-22 动物生殖方式和生殖器官

无性生殖是指不涉及性别、没有配子参与、没有受精过程的生殖方式。动物的有性生殖是指两个单倍体的雌、雄配子（即精子和卵子）融合产生合子（受精卵），并由其发育成为新一代个体的生殖方式。有性生殖时，新个体的基因来自不同的亲本，因此增加了子代的基因组的复杂性，有利于下一代在不断变化的环境中的生存和繁衍。现以人类的生殖系统为例，说明脊椎动物生殖系统的基本结构、功能以及生殖细胞的形成过程。

2. 人体生殖系统的基本结构

（1）男性生殖系统和精子的形成过程

6-23 精子形成和成熟过程

男性生殖系统由睾丸、附睾、输精管、射精管、精囊、前列腺、尿道球腺和阴茎等组成（图 6-17）。睾丸是产生精子和雄性激素的器官，左右各一，位于阴囊中，成人睾丸体积为 15 ~ 20 mL，重约 12 g。睾丸内含有许多高度盘绕的曲细精管，长 30 ~ 70 cm，精子在曲细精管中形成。精子成熟后贮藏于附睾中。附睾与输精管相连，输精管通入尿道。每一输精管各连有 1 盲管状的精囊（也称精囊腺或称贮精囊），输精管与尿道会合处有前列腺。精囊分泌物，以及前列腺等少量分泌物共同构成精液。精液呈碱性，富含葡萄糖和果糖，可为精子运动提供能量。

（2）女性生殖系统和卵子的形成过程

① 女性生殖系统和卵子形成　女性生殖系统由卵巢、输卵管、子宫、阴道和外生殖器等组成（图 6-18）。卵巢位于腹腔中，左右各一，卵巢外层，即卵巢皮质中具许多大大小小、代表不同发育阶段的原始卵泡，其中央具一个较大的细胞，此即为初级卵母细胞，将来发育成卵。胚胎时期，卵原细胞就已陆续分化为初级卵母细胞。初生女婴两个卵巢中共有初级卵母细胞约 2×10^6 个，这些细胞均已进入了第一次减数分裂

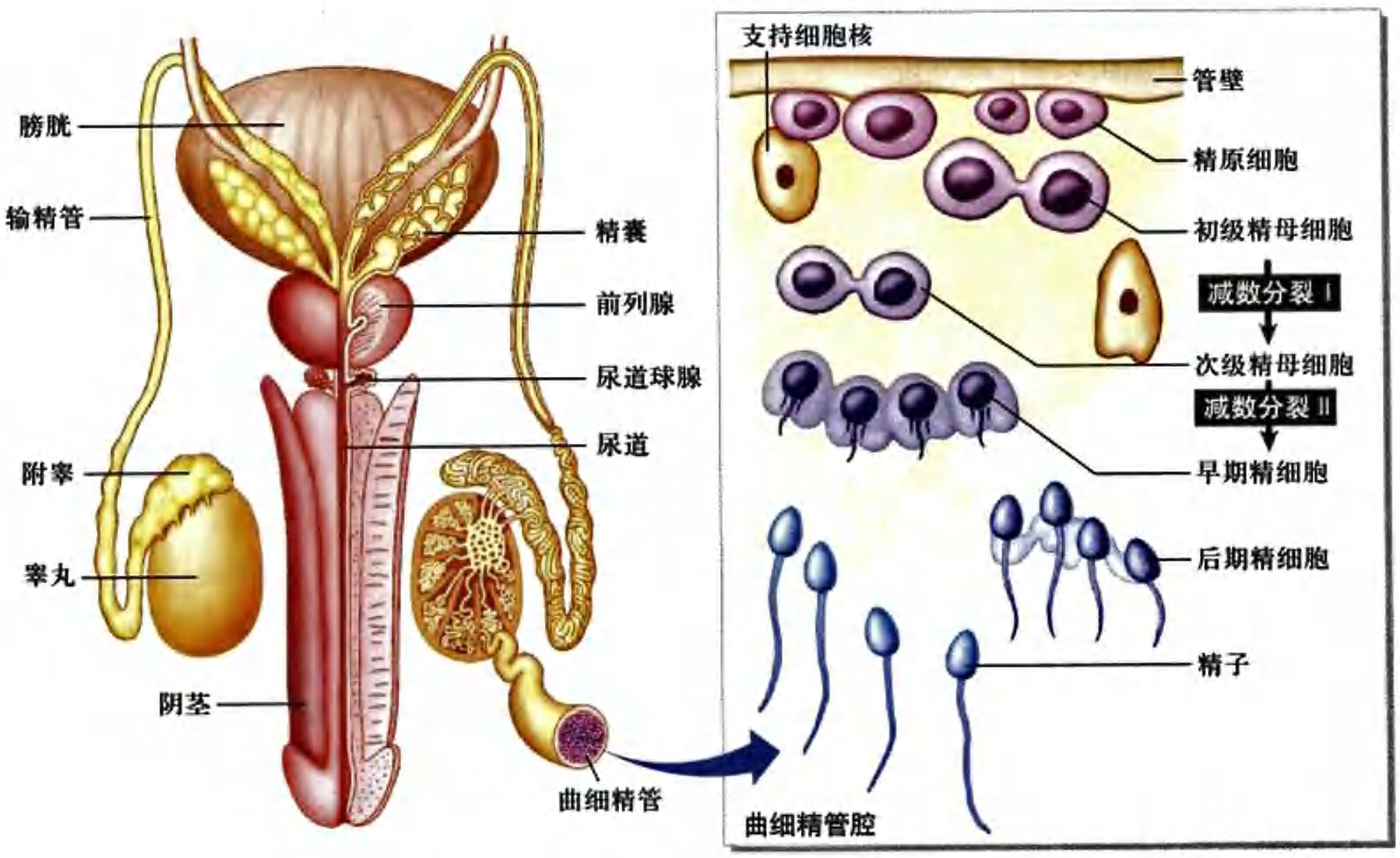


图6-17　男性生殖系统和精子形成

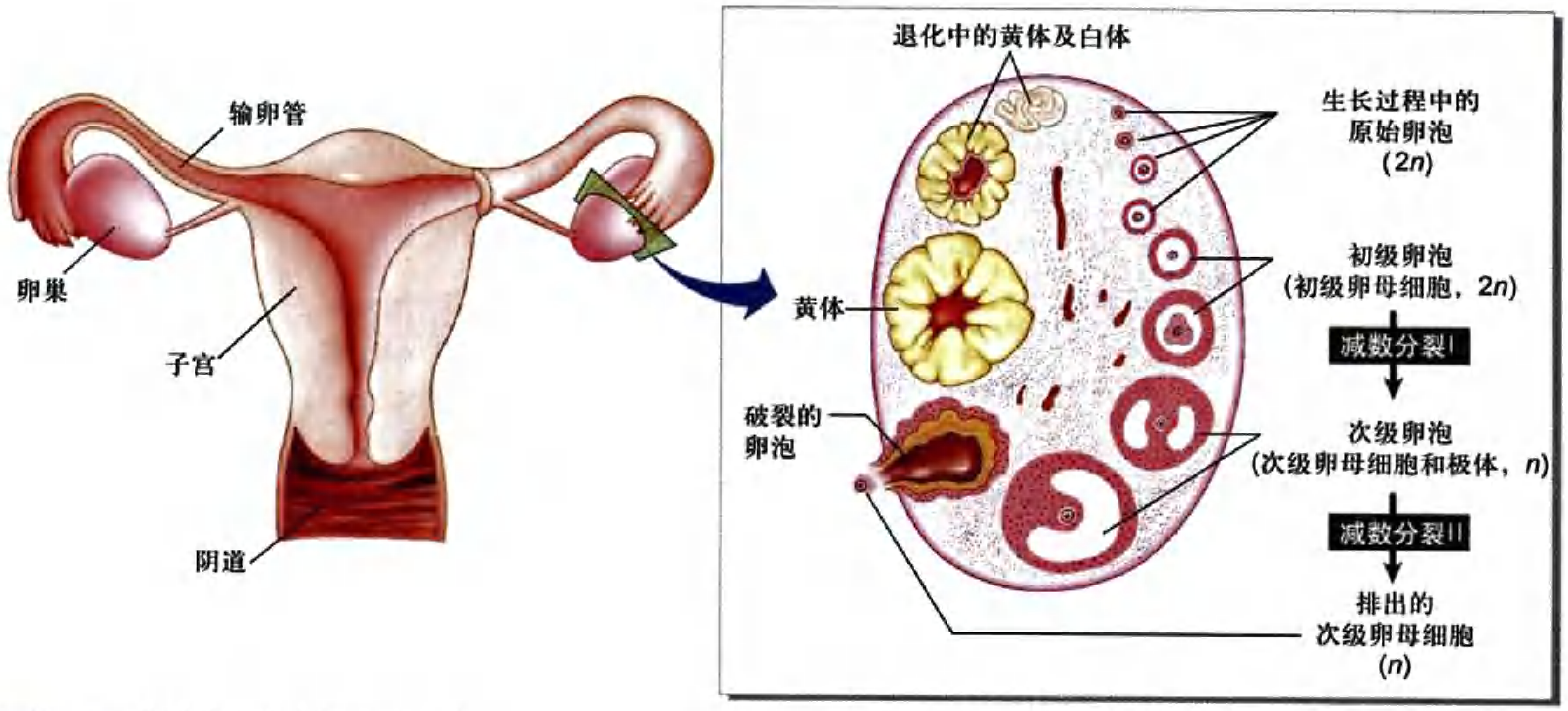


图6-18　女性生殖系统和卵子形成

前期的Ⅰ阶段，并停留在此阶段。当女孩进入青春期后，约有 4×10^5 个初级卵母细胞在激素的刺激下苏醒过来，继续发育。此时，初级卵母细胞的胞质中陆续积累卵黄、mRNA 和酶等物质而逐渐长大，并完成第一次减数分裂，形成 2 个细胞。分裂时细胞质并不是平均分配到 2 个子细胞中，大部分胞质和卵黄物质留在较大的细胞，即次级卵母细胞（secondary oocyte）中，另一个细胞只含有极微量的胞质，体积很小，称为第一极体（first polar body），极体不能受精发育，但可以分裂。从卵巢排出的卵，其实就是次级卵母细胞，它进入输卵管后，若在 24 h 内与精子相遇，便完成第二次减数分裂，分裂结果与第一次相同，只产生一个有效的卵细胞（n）和一个不能受精的极体。

输卵管不直接与卵巢相连，其靠近卵巢的一端膨大成输卵管伞，输卵管的另一端与子宫相通。在输卵管黏膜上皮中含有纤毛细胞和分泌细胞，由于纤毛向子宫方向的摆动和在分泌细胞分泌物的共同作用下，促使卵细胞向子宫移动；子宫肌肉发达，以子宫颈伸入阴道，阴道开口于体外。

② 月经周期和排卵　女性在 13～15 岁时性成熟，性成熟后，大约每 28 天有 1 个次级卵母细胞发育成熟，此期间子宫内膜浅层（即功能层）发生周期性的剥脱和出血，由于这一时间与月亮绕地球 1 周的时间相似，故称为月经。女子月经开始，就出现排卵，直到 50 岁左右，月经停止，生殖能力便宣告结束。所以，女子一生大约只有 400 个初级卵母细胞继续发育至次级卵母细胞或卵子。

6-24　月经周期的激素调控

3. 受精和发育

（1）受精机制

精子与卵子相遇融合而成为 $2n$ 的受精卵或合子的全过程称为受精。动物受精时，精子和卵子表面接触引起一系列变化，其过程非常复杂（图 6-19）。

哺乳动物精子进入雌性生殖道后，经生殖道分泌物激活之后，才能获得受精能力，这一过程称为获能。哺乳动物卵子外侧具一层透明带，在透明带上具有特异性精子结合蛋白：ZP1、ZP2、ZP3，其中 ZP3 蛋白被认为是主要的精子捕捉分子，其本质是一

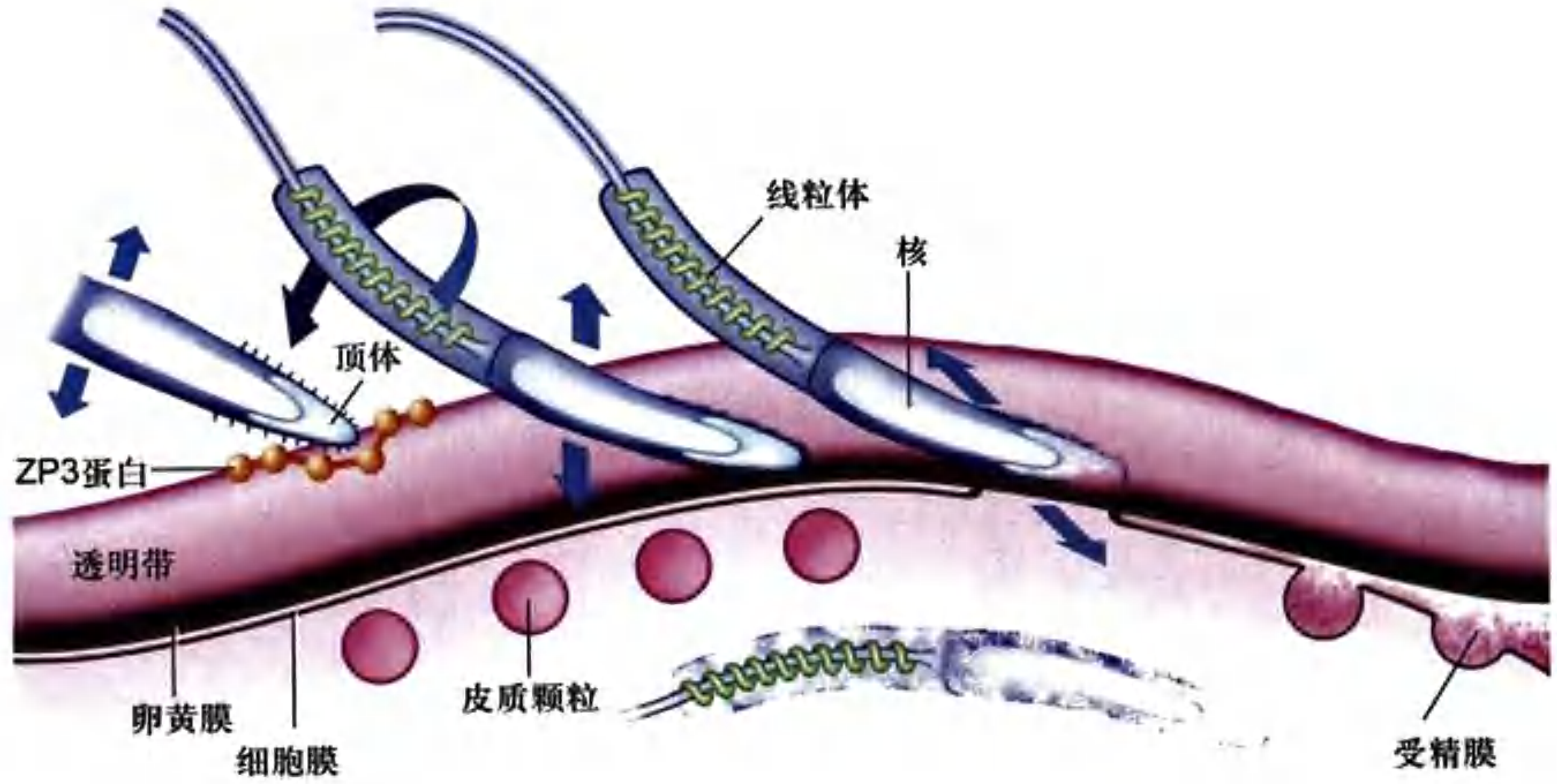


图6-19　哺乳动物的受精

种糖蛋白，但只有未受精卵透明带上的ZP3才能与精子头部结合。ZP3蛋白检验精子种类，引发顶体反应（acrosome reaction），即精子头部的顶体小泡释放出所含的透明质酸酶、顶体蛋白酶、放射冠穿透酶等，并通过上述酶类的水解作用，溶解出一条穿过透明带和卵黄膜的通道。加上精子本身不断转动和鞭毛的推动，最终使精子与卵子的细胞膜直接接触，并使精子的细胞核和线粒体进入卵内。需要特别指出的是，精子线粒体不能在卵细胞内成活，故线粒体基因只在雌性谱系中遗传。在精子头部与卵子细胞膜接触的一瞬间，促使卵细胞膜下的皮质颗粒（cortical granule）大量排出（皮质胞吐），从而引发皮质反应（cortical reaction）。此时，皮质颗粒内含物释放到卵细胞膜和卵黄膜之间的间隙内，于是卵黄膜从卵的表面升起，形成了厚厚的受精膜（fertilization envelope），同时，受精后卵子透明带结合精子的能力也同时丧失，这样就阻止其他精子和卵子的再次结合，从而保证了单精受精。

（2）胚胎发育

6-25　从受精卵到胚胎成熟

人的受精卵1天后即在输卵管中开始卵裂，4天后成为32个细胞的“桑椹胚”而转移到子宫。5天后桑椹胚发育成为球形的“胚泡”（blastocyst），进入囊胚阶段。6天后胚泡开始植入子宫壁上，至第11～12天植入完成，开始在母体血液中取得营养，继续发育。幼胚植入子宫后，母体卵巢中的黄体继续发育，分泌孕激素，使子宫壁保持完整而不再剥离（即月经周期暂停），此时子宫内膜称蜕膜（decidua）。根据蜕膜和胚泡的位置关系可以把蜕膜分为：包蜕膜，即覆盖于胚泡近宫腔表面的子宫内膜；基蜕膜，即胚泡植入子宫深处的内膜，此膜和胚胎绒毛膜共同形成胎盘（placenta）；壁蜕膜，即胚泡植入处以外的子宫内膜。包蜕膜随着胚胎的长大而扩大，至第3个月末，包蜕膜与壁蜕膜相贴，并逐渐愈合，子宫腔消失（图6-20）。人胚胎发育中虽有尿囊和卵黄囊，但均属退化的器官，并无生理功能。羊膜、尿囊和卵黄囊都是从胚胎腹面延伸出来的结构，在胚胎发育过程中由它们参与形成胎儿的脐带。胎儿的血管通过脐动脉和脐静脉联系胎盘，而后分散成毛细血管网。虽然胎儿与母体的血液不相通，但胎儿通过胎盘的毛细血管网从母体的血液中吸收O_2和营养物质，排出CO_2和其他代谢废物。胎儿在母体子宫内发育约280天后降生。

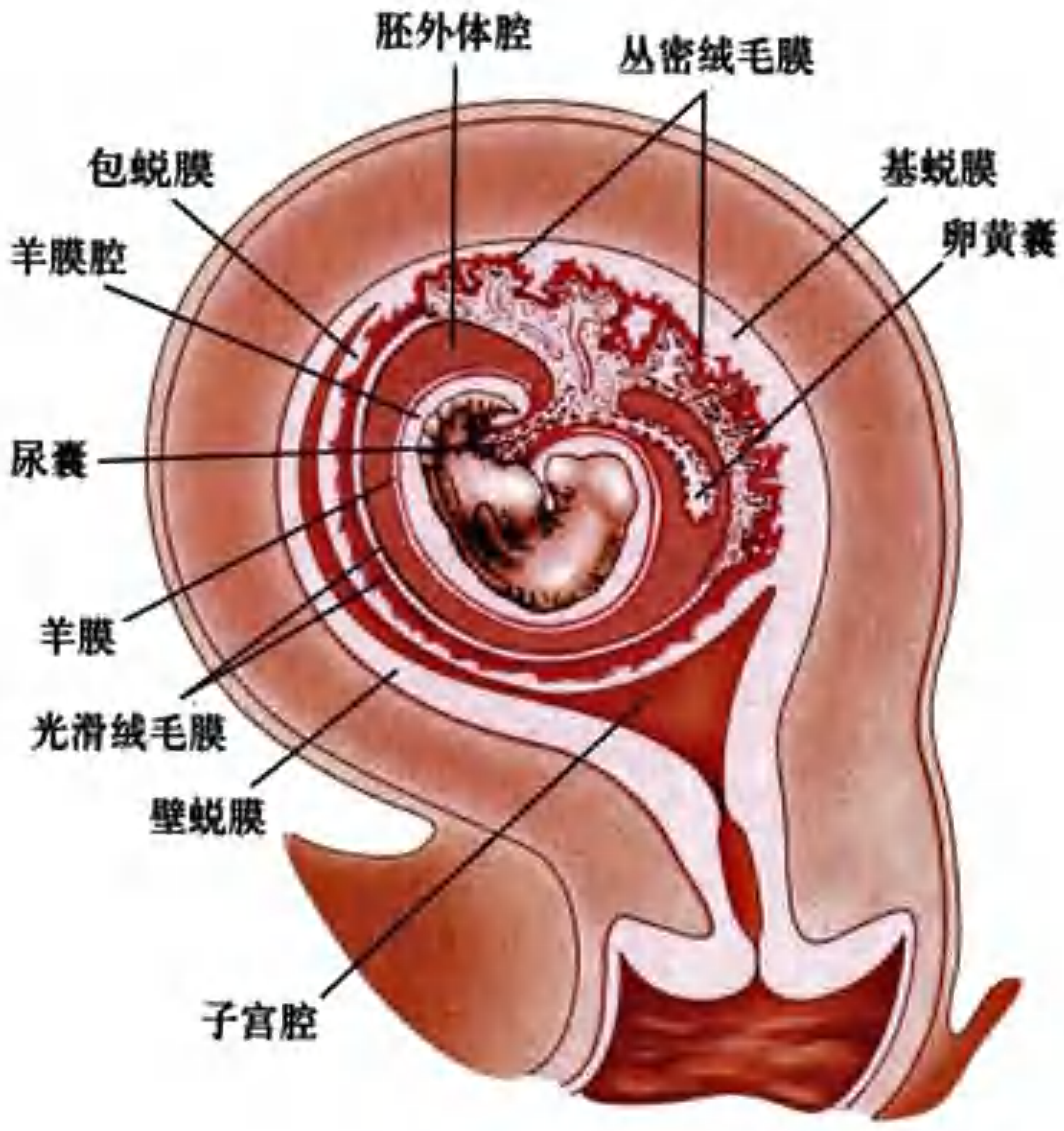


图6-20 胚胎与子宫的关系

· 关爱生命 ·

生殖健康

生殖健康不仅关系到个人幸福，更是惠及下一代的大事。为了提高人口素质、控制人口过度膨胀，应当充分关注这一问题。

正常健康的性生活对于维持人类的健康、提高人口素质，甚至对社会的稳定都有积极意义。然而不健康、不负责任和不正常的性行为，则可能感染和传播多种疾病，并可能对社会和他人造成危害。因此，青年男女，特别是有较高文化教养的青年大学生，更需用理性战胜一时的感情冲动，抑制不正常性行为的发生。青年男女了解一些生育常识十分必要。

女性的排卵通常发生在月经周期的第 14 天左右，此时进行性生活最容易怀孕。因此，如果不想受孕和生育，应当采用避孕措施，阻止受精的发生。现在有许多避孕方法已在全世界广泛使用，通常的避孕途径有：阻止卵巢或睾丸释放卵子或精子，阻止受精过程中精子和卵子的接触或结合，阻止胚胎植入子宫或在子宫内继续发育等。具体方法有多种。可使用人造雌性激素与孕酮为重要成分的避孕药，以阻止卵泡的发育和排卵，同时孕酮本身也能改变子宫黏液分泌，阻止精子进入子宫。使用物理的避孕工具，如避孕套、节育环等，也可阻止受精过程。输精管和输卵管结扎等绝育手术可以达到永久性的避孕效果。也可根据女性排卵期来选择认为安全的性交时期，但这种方法并不总是可靠，有可能因实际排卵期与预测不符，造成避孕的失败。

孕育生命从卵子受精开始。胚胎在子宫内膜中植入和发育的过程中，如果受到有害物质的影响，可导致胎儿畸形，给家庭和社会带来沉重的负担。目前已确证的致畸因素可分为生物、化学和物理因素 3 大类：

生物因素致畸 通常由于孕妇感染造成，如风疹病毒、单纯疱疹病毒、流感病毒以及弓形虫（一种寄生原生动物）的感染均能导致胎儿感染并发畸形。

化学因素致畸 由有害化学物质引起，目前已知达 600 余种，如慢性铅中毒可致胎儿发生神经系统畸形，有机磷农药中毒可致胎儿肢体畸形，氨甲蝶呤可致无脑儿产生等等。

物理因素致畸 有多种，如放射线能导致胎儿小头畸形及智力障碍，尤其是初孕3个月内最为敏感，特别是卵巢被照射后，卵细胞基因突变机会增多。

为了防止和减少胎儿畸形的发生，提高人口素质，提倡优生优育非常必要。优生优育包括多方面内容：孕妇与胎儿，以及初生儿的保健，改善胚胎发育的内外环境，防止有害因素造成的畸形或疾病等。我国已在这一领域广泛采用了多种先进监测技术与方法：

遗传咨询 医生对育龄夫妇和遗传病患者及其家族关于遗传病的诊断、遗传方式、预防、治疗方法等各种问题进行科学解答。

婚前检查 可及时发现问题和隐患，有利于婚姻美满、生殖健康和优生优育，目前虽不属我国法律强制规定的检查项目，每一对即将结婚的青年伴侣都应自觉参与。

产前诊断 在妊娠期间对胎儿进行检查，以诊断各种疾病，尤其是遗传性疾病及先天畸形。产前诊断的方法主要有：

超声波显像检查 受精后30天即可测到胎心反射，超声波显像检查还可检测中枢神经系统等严重畸形，可早期诊断发育迟缓，以及及时发现多胎、枯胎、死胎等；

羊膜穿刺 在妊娠第14周以后抽取羊水，可判断胎儿性别，诊断性连锁隐性遗传病，还可诊断各种染色体异常疾病、遗传代谢病、神经管发育缺损等疾病；

胎儿胎盘功能测定 测定孕妇血液和尿液中的雌三醇水平，可测定胎儿胎盘单位的功能状态，胎儿健康状况预后；

DNA探针技术 用一段已知的放射性标记DNA作为探针，与羊水细胞的DNA杂交，经放射自显影，诊断胎儿的遗传病，此法已能诊断胎儿的血红蛋白病，如α－地中海贫血、镰形红细胞贫血等。

第四节 神奇的微生物王国

一、微生物的基本特点和主要类群

6-26 微生物的基本特点

微生物（microorganism, microbe）是形体微小、个体结构简单、多种类型的低等生物的统称。微生物的成员十分庞杂，它们都具有以下共同特点：① 个体小，表面积大。② 吸收多，代谢力强。③ 繁殖快，生长旺盛。④ 分布广，容易变异。

根据其不同的进化水平和性状上的明显差别，如表6-4所示，微生物可分为：原核微生物、真核微生物和非细胞微生物3大类群。

表6-4 微生物的类群

细胞类型	种 类
原核细胞型	细菌、放线菌、支原体、衣原体、立克次氏体、蓝细菌
真核细胞型	真菌（黏菌、酵母菌、霉菌、蘑菇等）、原生动物、显微藻类
非细胞型	病毒、类病毒、朊病毒等

二、原核微生物

原核微生物包括：细菌（bacterium，复数为 bacteria）、放线菌（actinomycetes）、蓝细菌（cyanobacteria，过去称蓝藻或蓝绿藻）、支原体（mycoplasma）、立克次氏体（rickettsia）和衣原体（chlamydia）等几个大类。这里，着重介绍细菌，并把放线菌归诸于细菌中一并介绍。

6-27 蓝细菌简介

细菌是原核生物界的主要类群，广泛分布于土壤、水中、空气、动植物的体表及与外界相通的腔道中；甚至也可以在沸腾的熔浆中、温泉中、雪中、沙漠中、“纯净”的湖水以及深海中找到细菌的踪迹。1 g 沃土中含有几倍于地球人口数量的活的细菌。生活在人的消化管内和皮肤上的细菌数量超过人体内的细胞数。典型的杆菌如大肠杆菌，宽约 0.6 μm，长 1.5 μm；球菌如葡萄球菌，直径 0.5 ～ 2.0 μm。

（一）细菌的特点

1. 细菌的形体结构

细菌细胞是原核的，这意味着它们：① 不具有真正意义的细胞核。② 没有用于执行某些代谢活动的细胞器。ATP 的产生和其他复杂的反应发生在细胞膜上，其蛋白质的合成由大量的核糖体有效而迅速地完成。

细菌的基本结构包括细胞壁、细胞膜、细胞质和核质体（图 6-21）。除古细菌外，几乎所有细菌都是由肽聚糖组成的网状结构构成坚韧的细胞壁。

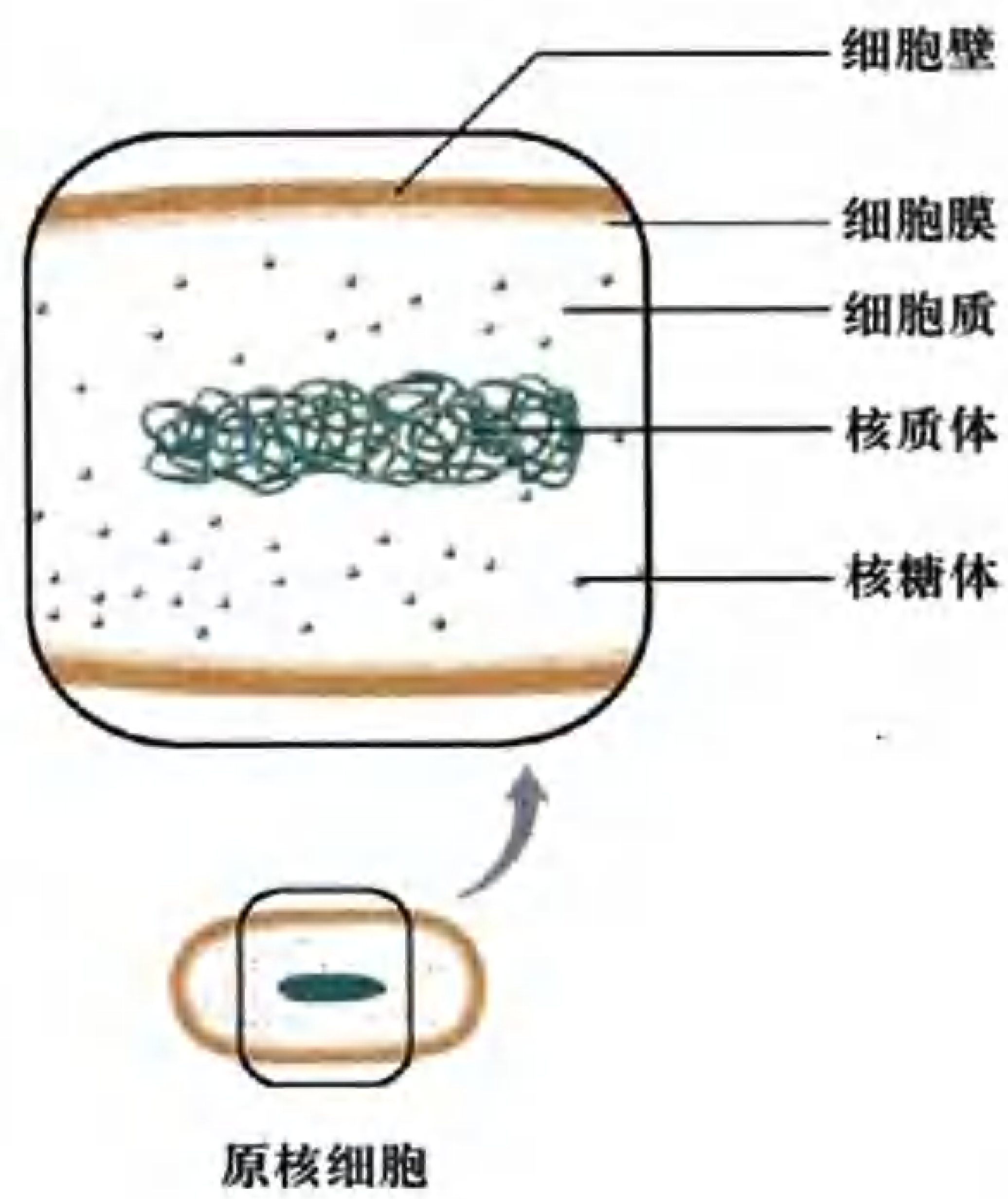


图6-21　细菌的基本结构模式图

（1）细胞壁

细胞壁赋予细菌特定的形状，有球状、杆状和螺旋状（图 6-22）。通常将球或卵球形的细菌称为球菌（coccus），如引起化脓性感染的金黄色葡萄球菌（*Staphylococcus aureus*）。杆或长柱状的细菌称杆菌（bacillus），如工业上用来生产淀粉酶的枯草杆菌（*Bacillus subtilis*）。螺旋形的细菌，有多种形态，如螺旋不足一圈的为弧菌（vibrio），小而坚硬的螺旋状细菌称螺菌（spirillum），大而柔软的螺旋状细菌则称螺旋体（spirochaeta）。

细胞壁的厚度为 20 ～ 80 nm，有一定强度，可经受 507 ～ 2 027 kPa 压力，保护细菌免受外力损伤，并能阻拦部分有害物质进入细胞。



图6-22　细菌的3种形态（扫描电镜照片）　A. 球菌。B. 杆菌。C. 螺旋体。

（2）细胞膜

细菌的细胞膜也是由双层脂质分子构成的。细胞膜的主要功能是控制水分、养料、代谢废物等各种物质进出。同时，膜上分布着许多酶，细菌细胞的许多代谢活动在膜附近进行。

（3）遗传物质

原核细胞中没有细胞核，这是与真核细胞之间的最大区别。但是原核细胞中，核物质 DNA 还是有的，一个大型的环状 DNA 分子，并且集中在原生质中的一定区域，用特定染色方法可在光镜下观察到，称为核质体，或称“拟核”。

许多细菌又以质粒的形式拥有“额外”的 DNA。质粒在遗传工程中作为传递基因的载体起着重要的作用。

（4）细胞质

细胞膜内便是细胞质。细胞质中有许多酶和代谢中间产物，还有一些核糖体。核糖体是电镜下可以看到的直径约几十 nm 的颗粒，由 RNA 和蛋白质组成。核糖体是蛋白质合成的场所。

（5）间体

原核细胞与真核细胞之间的另一个大区别是，没有由生物膜分隔围成的各种各样的细胞器。原核细胞中，有时在细胞膜的局部位置，可以观察到膜折叠而形成的间体（mesosome）。在细胞分裂时，间体帮助 DNA 复制，促进两个子细胞间隔的形成。

（6）特殊结构

一些细菌还具有特殊结构（图 6–23）。有些细菌分泌的蛋白质和糖蛋白吸附在壁外形成黏性的荚膜（capsule）；或者，这些成分松散吸附在壁上形成黏液层（slime layer），细菌借荚膜或黏液层，附着在各种物体的表面，如岩石、植物和牙齿等的表面。荚膜又是细菌细胞外的储存性物质，当环境缺乏养分时，细菌可分解荚膜作为营养物质；荚膜对细菌还有保护作用，可抗干燥、抗吞噬；荚膜还与细菌的致病性有关，一些菌的荚膜是其毒素成分，如肺炎链球菌的荚膜。

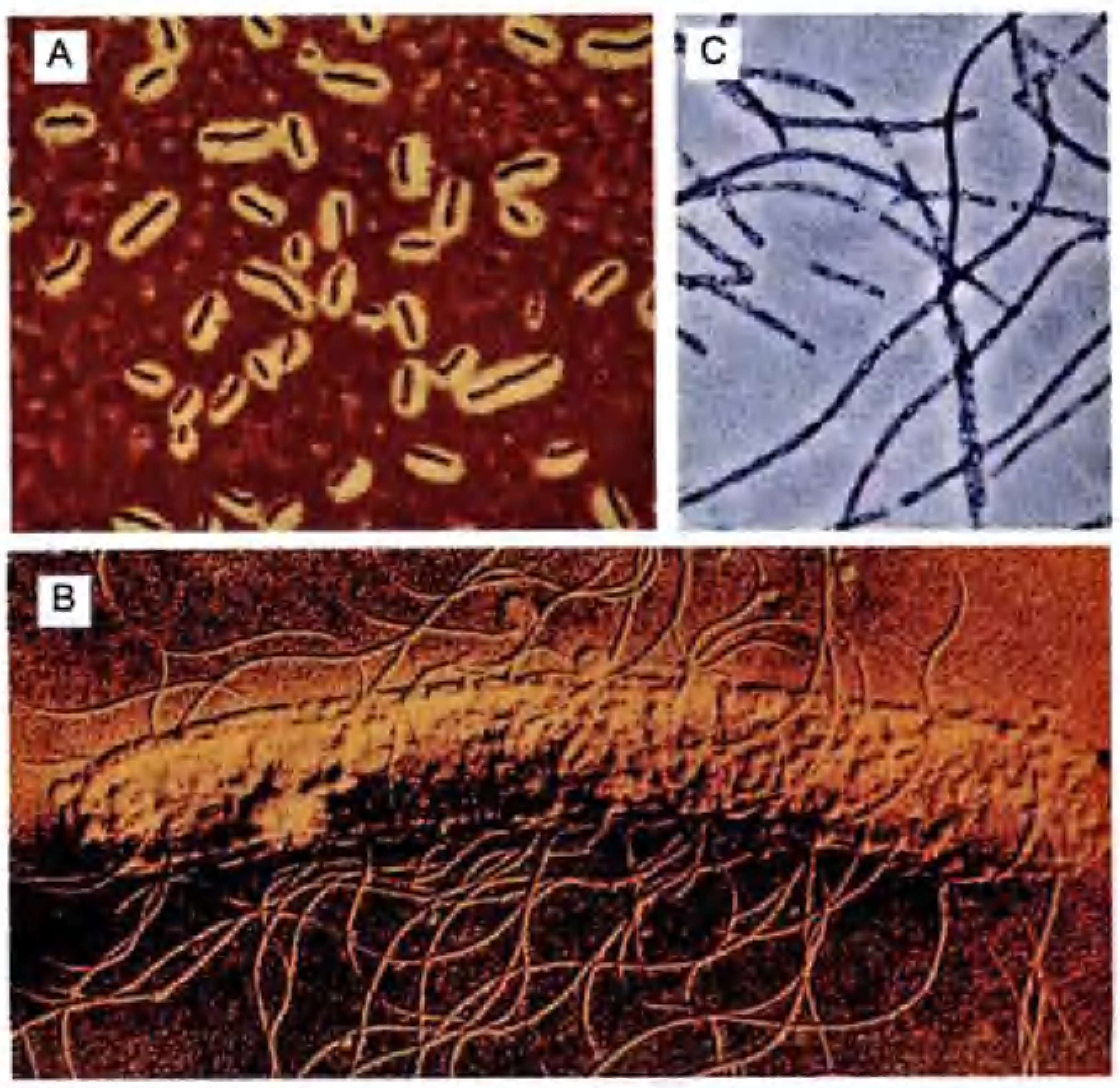


图6–23　细菌的特殊结构　A. 荚膜。B. 鞭毛。C. 芽孢。

另一种与细菌附着有关的特殊结构称菌毛（pili, 或 pilus），这种丝状的附属物有助于细菌的吸附，并可抵御来自人类宿主尿液或肠液的冲刷。

大多数可以运动的细菌拥有一或多根鞭毛，鞭毛着生的位置因种而异，有的在菌体一端，有的在两端，还有的着生在菌体周围，如大肠杆菌（*Escherichia coli*）的鞭毛属周生鞭毛。鞭毛是细菌的运动器官，具有鞭毛的细菌运动速度很快，铜绿假单胞菌（*Pseudomomas aeruginosa*）每秒可移动其体长的 20 ～ 30 倍，约为 55. 8 μm。荚膜、鞭毛及芽孢等细菌的特殊结构的产生是微生物遗传特性所决定，是种的特征。失去特殊结构的细菌仍可正常生长，但特殊结构可赋予细菌一些独特的生理特性。

2. 细菌的繁殖

细菌属裂殖菌纲（Schizomycetes），以典型的二分裂法繁殖，一个单细胞先经 DNA 复制，然后分裂成两个完全相同的子细胞。

3. 细菌的芽孢

有些菌生长到一定阶段，可在细胞内形成一个圆或椭圆形的抗逆性结构，称为芽孢（endospore,spore）。不同种类的细菌，芽孢的大小、形状及其在细胞内的位置不同，故有鉴定意义。芽孢壁较厚，含水量少，化学物质不易透过。因此，芽孢对不良环境如高温、干燥、射线和化学药品具有很强的抵抗力。在干燥的条件下，芽孢的代谢活动极低，呈休眠状态，可保存几十年仍有生活能力。在适宜温度和湿度下，一个芽孢可萌发成一个营养体。因此，芽孢是细菌的休眠体而非繁殖体。

另一方面，芽孢也给生产和科研造成困难，如要达到灭菌目的，湿热灭菌需 121℃ 20 min，干热灭菌需 140 ～ 160℃ 2 h 方可杀死芽孢。

· 疑点解说 ·

质 粒

质粒是游离于原核生物染色体以外的遗传物质，也存在于真核生物细胞中。质粒可自主复制，为共价闭合环状双螺旋 DNA。质粒大小一般在 1 ～ 200 kb 之间，包含 1 ～ 100 个基因。质粒携带着某些染色体上没有的基因，使细菌等原核生物被赋予一些并非生存必需的特殊功能，如产毒素、抗药性、固氮、产特殊酶或降解毒物等功能。

质粒可通过接合、转化、转导或细胞融合的方式在细胞间转移，没有质粒的细胞可获得质粒。质粒还具有重组功能，可在质粒与质粒间、质粒与核染色体间发生重组。

最具代表性的质粒有：F 因子（fertility factor），又称致育因子或性因子，是大肠杆菌等细菌中决定性别的质粒；R 因子（resistance factor），又称 R 质粒，是一类含有抗药性的质粒，具有这类质粒的细菌可表现出对多种抗生素的抗性，此质粒可在基因工程中作为筛选的理想标记，也可做基因载体；Col 因子（colicinogenic factor），又称产大肠菌素因子，大肠菌素可专一地杀死其他肠道细菌，此质粒广泛用于重组 DNA 的研究中；Ti 质粒（tumor inducing plasmid），即诱癌质粒，现已成为植物遗传工程研究中的重要载体。在基因工程中，各种质粒已被广泛地用作基因载体。

（二）细菌的培养和鉴定

1. 培养基

培养基是人工配制的、适合微生物生长繁殖或产生某些代谢产物的混合养料。其中含有微生物生长所需的六大营养要素：碳源、氮源、无机盐、生长因子、气体和水分。根据不同微生物的要求，在配制培养基时，还需用酸或碱调到适宜的 pH。根据培养基是否添加琼脂（一种微生物不能利用的褐藻提取物）及用量的多少，分为固体、半固体和液体培养基。培养基经过灭菌，就可用来培养微生物。

在一定条件下，微生物在固体培养基表面形成肉眼可见的微生物群体，称为微生物的菌落。如果菌落由一个细胞繁殖而来，则称为纯培养（pure culture）。

2. 菌落特征

不同微生物菌落的形态、大小、色素、光泽、质地、透明度、黏度、边缘、有无溶血现象等各有差异。通常细菌的菌落表面光滑湿润，透明或不透明，有的具色泽，有的表面干燥有皱折。一般菌落圆形，较小，直径 1 ～ 4 mm，易于挑起（图 6–24）。在液体培养基中，细菌经 1 ～ 3 d 生长可使培养基浑浊，或在表面形成菌膜、菌环或菌蹼，或产生絮状沉淀。

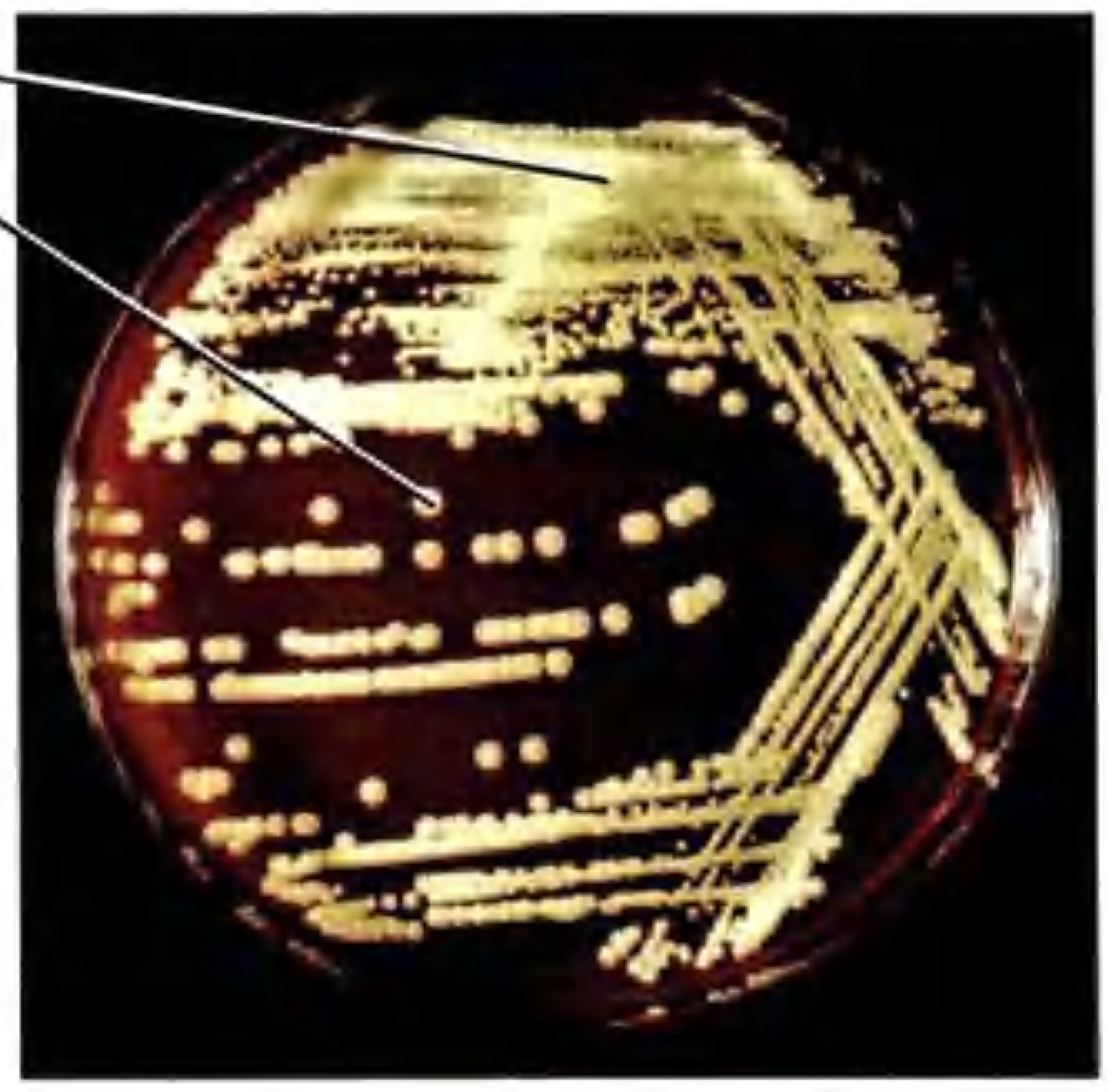


图6–24　细菌的菌落

3. 鉴定

传统的细菌分类是根据细菌的基本形态、特殊结构、生长方式、对环境条件的抗性（包括 pH、温度等）及细胞壁的特点等进行分类的，其中一个重要的常用指标是革兰氏染色的不同（图 6–25）。革兰氏染色法是 1884 年荷兰人革兰（Hans Christian Gram）发明的。用染料结晶紫染色后，经碘液媒染，再用 95% 乙醇脱色，最后用番红复染。凡不被乙醇脱色仍为紫色的细菌称为革兰氏阳性菌，如引起多种炎症的链球菌、引起化脓感染的葡萄球菌等；凡能被脱色而染成红色的细菌称为革兰氏阴性菌，如大肠杆菌、伤寒沙门氏菌等。通常革兰氏阳性菌细胞壁的肽聚糖层比革兰氏阴性菌的厚。一些致病的革兰氏阴性菌，其细胞壁中的脂多糖成分，与其抗原性和致病性关系密切，称为细菌内毒素。一些致病的革兰氏阳性菌，分泌一些对宿主有害的蛋白质，称为细菌外毒素。

DNA 操作技术发展后，还运用菌种的基因分析、（G+C）% 的测定、核酸分子杂交，以及细胞壁组分的分析测定等现代测定技术，进行微生物的鉴定和分类。

（三）真细菌和古细菌

依据 16*S* rRNA 序列同源性分析，细菌可区分为两大类群：古细菌和真细菌。

1. 真细菌

如表 6–5 所示，依据能源和碳源的不同，可将细菌划分为 4 种营养类型。一些细菌利用光为能源，从简单的无机底物合成自身的有机化合物，为光能自养型（photoautotrophy）。若光能型的细菌可以利用有机物的，则为光能异养型（photoheterotrophy）。还有许多细菌是通过化学物质的氧化分解获得能量的，这种类型称为化能型。其中，少

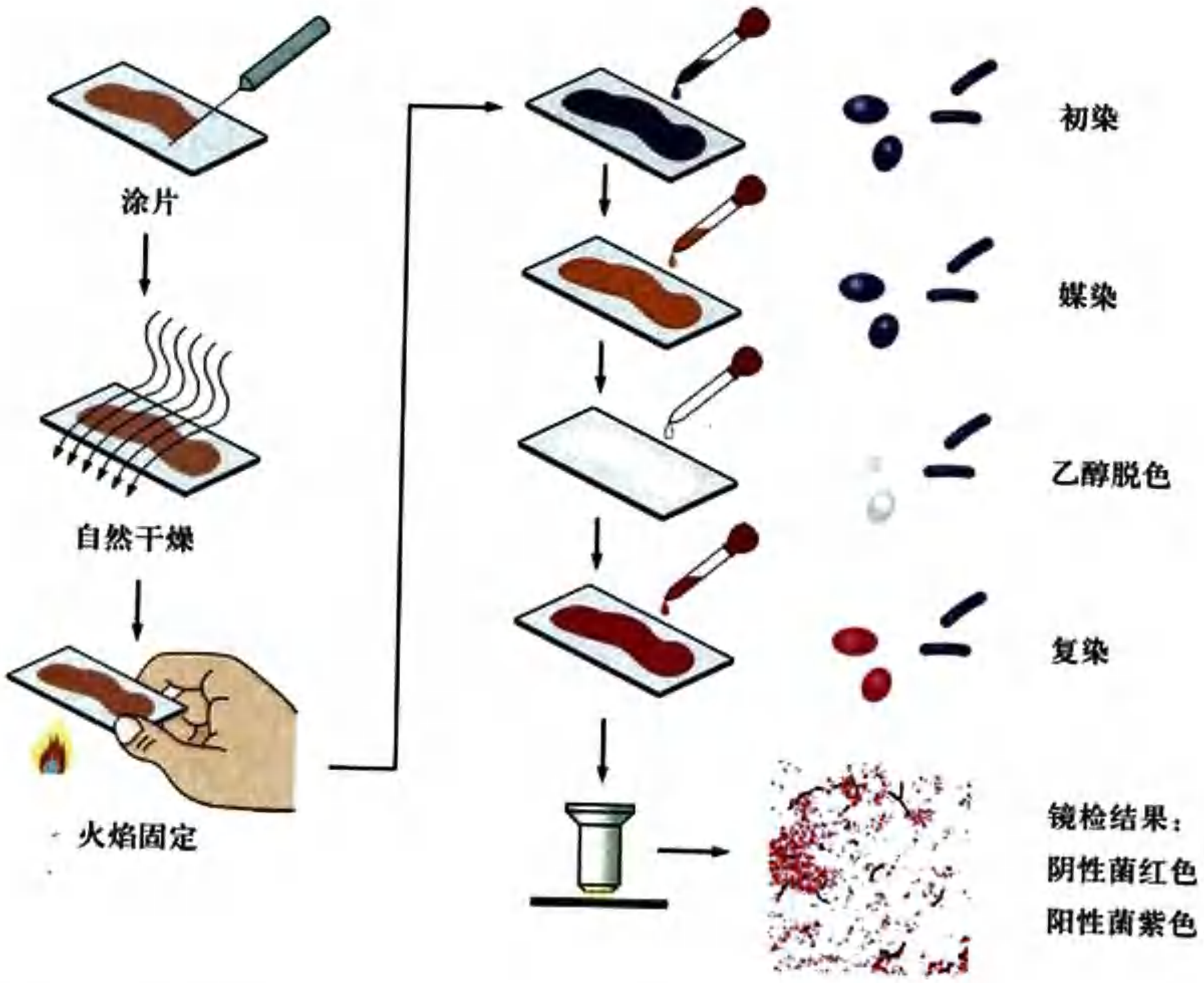


图6-25 细菌的革兰氏染色

数细菌是化能自养型（chemoautotrophy），它们利用简单的无机底物作为能源并合成自身的有机化合物。大多数细菌是化能异养型（chemoheterotrophy）的，利用有机物并通过有机物氧化获得能量。其他微生物种类的营养类型亦如此。

表6-5 细菌的营养类型

类型	能源	碳源
光能自养型	光	CO_2
光能异养型	光	有机化合物
化能自养型	无机物氧化（H_2、NH_3、NO_2^-、Fe、H_2S 等）	CO_2
化能异养型	有机物氧化	有机化合物

（1）光能型细菌

凡能进行光合作用的细菌统称为光合细菌（photosynthetic bacteria）。光合细菌的光合作用与蓝细菌、藻类及高等植物的不同，光合细菌是一群典型的水生菌（图 6-26），广泛分布在深层（缺氧的）淡水或海水中。因细胞内含有菌绿素和类胡萝卜素的量与比例不同而呈现红、绿、紫、橙等颜色。

① 光能自养型细菌（光合细菌）不能利用 H_2O 作为还原 CO_2 的氢供体，而利用还原态的 H_2S、H_2 为氢供体，以 CO_2 为碳源，如：紫硫细菌，绿硫细菌。

② 光能异养型细菌以有机物为氢供体，以 CO_2 及简单有机物为碳源，如：紫色无硫细菌。

（2）化能型细菌

① 化能自养型细菌　这类微生物能在完全是无机物的环境中生长繁殖。它们具有

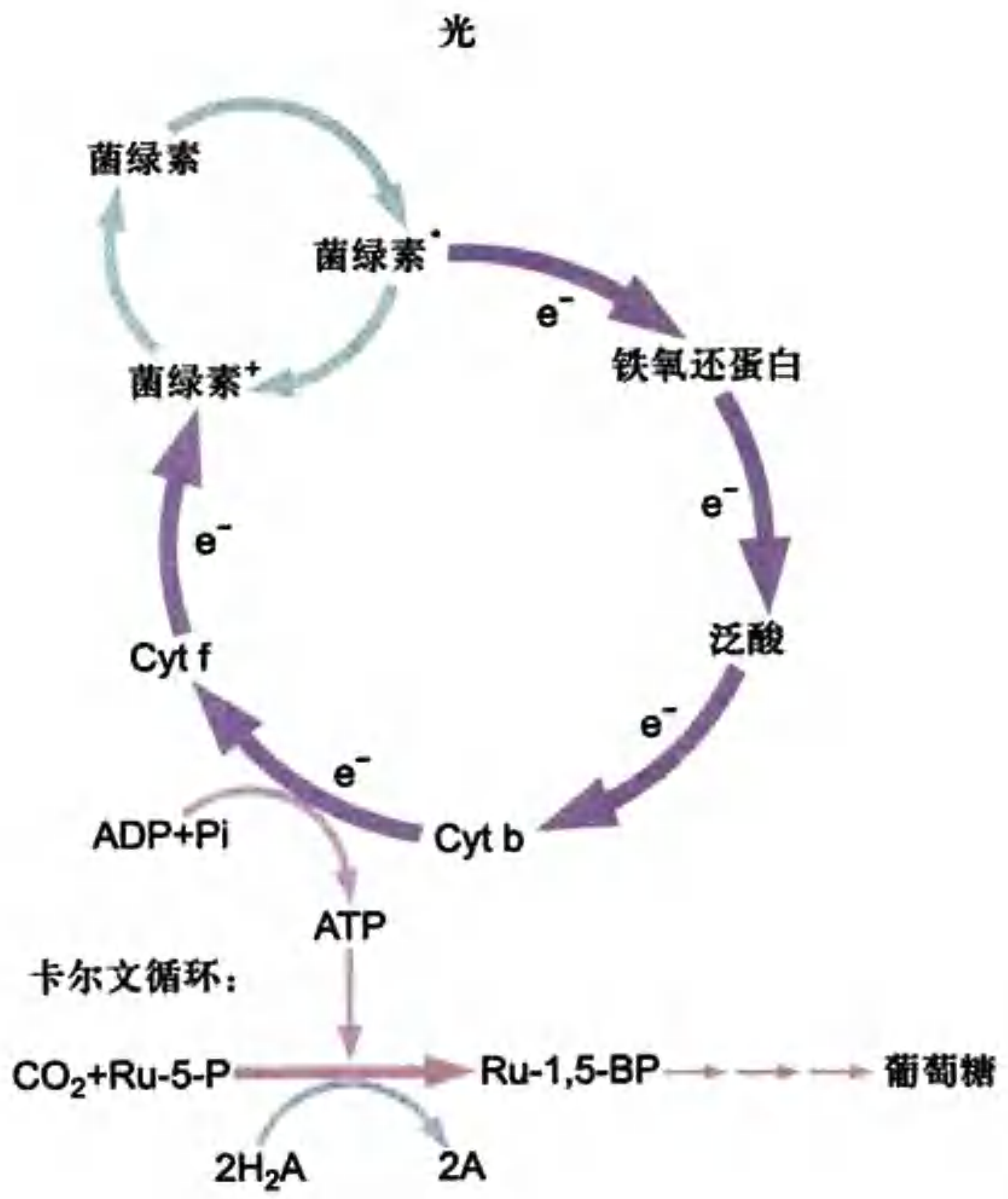


图6-26　光合细菌的不产氧光合作用

完备的酶系统，能利用 CO_2 或碳酸盐作为碳源，能源则来自无机物氧化，以氨、铵盐或硝酸盐为氮源，用以合成细胞物质。

硝化细菌从周围的泥土或水中得到氨、铵盐或亚硝酸盐，将其氧化成硝酸盐并获得能量。细菌利用此能量还原 CO_2，使其成为有机物（CH_2O），用于合成自身的细胞物质。这一过程称为硝化作用(nitrification),它避免了由于亚硝酸盐积累产生的毒害作用，有利于提高土壤肥力。硝化作用产生的硝酸盐，在有氧环境中，可被植物、微生物同化，硝化细菌的代谢活性对自然界的氮素循环是重要的。

硫化细菌是一类严格自养的细菌，它们以 NH_4^+ 为氮源，靠氧化元素硫、硫代硫酸盐或硫化物获得能量，氧化的结果产生硫酸。细菌浸矿就是利用硫化细菌代谢产生的硫酸和 $Fe_2(SO_4)_3$ 作为溶剂，将有用的金属（如铜等）从低品位矿石中溶浸出来，成为硫酸铜等金属盐溶液，然后再经电动序较低的铁等金属加以置换（也可用离子交换法等），由此取得铜等有色金属（图 6-27）或其他稀有金属铝、砷、镍、锌、钼等。还可用细菌来溶浸某些稀有贵重金属，如铀。



图6-27　铜矿的细菌沥滤原理

此外，还有铁细菌和氢细菌等分别可利用铁、氢气等无机物作为它们生长的能源物质。这些细菌广泛分布在土壤和水域中，对自然界物质转化起着重要的作用。

② 化能异养型细菌　我们目前所了解的大多数细菌属于化能异养型细菌。这类菌必须通过有机物的分解获得能量。

异养菌包括腐生菌和寄生菌两类。腐生菌（saprophytic bacteria）以无生命的有机物（如动植物尸体、腐败食物等）作为营养物质。寄生菌（parasitic bacteria）以活的动、植物为宿主。具有致病性的异养菌称为病原性微生物，如引起人类结核病的结核杆菌（*Mycobacterium tuberculosis*）。

又可根据对氧的需求，将细菌分为不同类型——大多数细菌属于好氧或兼性厌氧菌，专性厌氧菌缺乏完善的呼吸酶系统，故只能在无氧条件下生长，进行无氧呼吸。如破伤风杆菌和肉毒梭状杆菌（*Clostridium botulinum*）。肉毒梭状杆菌在厌氧环境（如罐头）中，能分泌一种极强的外毒素——肉毒毒素，肉毒毒素是目前所知化学毒物和生物毒素中毒性最强的，对人的致死剂量小于 1 μg，比氰化钾的毒性强 1 万倍。如误食被此毒素污染的食物，则出现特殊的神经中毒症状，可因窒息和心衰而致死（表 6–6）。

表6–6　微生物与氧的关系

类　型	与氧关系	产能代谢方式	代表种
好氧菌	专性好氧菌	好氧呼吸	结核杆菌（*Mycobacterium tuberculosis*）
	兼性厌氧菌	呼吸为主，兼营发酵	大肠杆菌（*E. coli*）
	微好氧菌	以呼吸为主，兼营厌氧发酵	霍乱弧菌（*Vibrio cholerae*）
厌氧菌	耐氧菌	发酵，分子氧无害	乳链球菌（*Streptococcus lactos*）
	专性厌氧菌	无氧呼吸，分子氧有毒害	破伤风杆菌（*Clostridium tetani*）

2. 古细菌

古细菌是一群具有独特的基因结构的单细胞生物，大多生活在极端生境或原始生物初期所处的恶劣环境中，以自养或异养方式生活，包括沼气池中的产甲烷菌，以及许多很有开发利用前景的生长于极端环境中的细菌。

6–28　古细菌有重要的研究价值和开发前景

（四）放线菌

放线菌是一类细胞呈菌丝状生长、主要以孢子繁殖的陆生性强的原核生物。也有人将放线菌归诸于革兰氏染色阳性细菌。放线菌一般分布在含水量较低、有机物丰富和呈微碱性的土壤环境中。泥土中特有的“泥腥味”，主要是放线菌所产生的。放线菌是抗生素的主要产生者。截至 1978 年的统计，已发现的 5 128 种抗生素中，有 3 156 种为放线菌所产生，其中链霉菌属（*Streptomyces*）占首位。常用的抗生素除青霉素和头孢霉素类外，绝大多数都是放线菌的产物。抗生素工业当今已发展成为重要的产业，不但挽救了亿万人的生命，而且也创造了巨大的财富。此外，放线菌还是许多酶类、维生素的产生菌。只有极个别的放线菌可引起人和动植物病害。

放线菌的种类很多，链霉菌属与人类关系最密切。链霉菌细胞呈丝状分支，直径小于 1 μm，菌丝内无隔，属单细胞。内部结构与细菌类似，没有明显的核结构。放线菌菌丝形态见图 6–28。

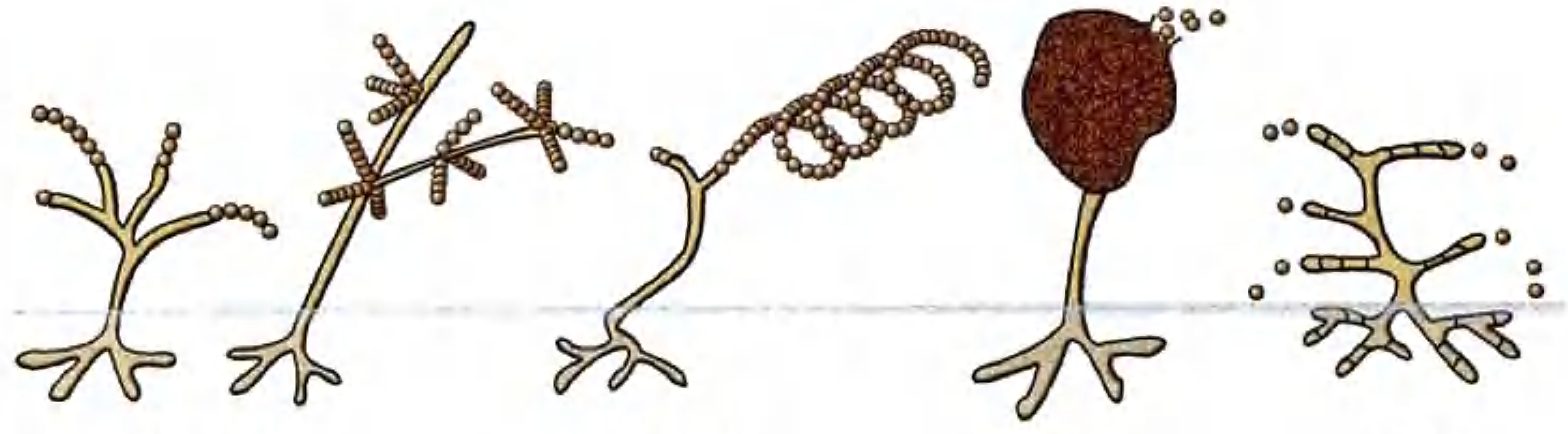


图6-28　放线菌菌丝及孢子丝的模式形态

当链霉菌的孢子落在固体基质表面并发芽后，就向基质的表面和内层伸展，伸入培养基内的、较细的具有吸收营养和排泄废物功能的菌丝称为基内菌丝（substrate mycelium, 又称一级菌丝或基质菌丝）。从基内菌丝不断向空间分化出较粗的、颜色较深的分支菌丝称气生菌丝（aerial mycelium, 又称二级菌丝）。当菌丝逐步成熟时，大部分气生菌丝分化成孢子丝，并通过核分裂的方式，产生成串的分生孢子（图 6-29）。不同放线菌的孢子丝有各种不同的形态，如直链、螺旋、弯曲、轮生等不同形状（图 6-28），此为鉴别菌种的重要特征。

放线菌的菌落与细菌菌落相比，有明显的差别。其菌落干燥、不透明、难以挑起，有些菌落表面产生孢子后呈粉末状。菌丝和孢子可呈现各种颜色，所以培养基表面的菌落（孢子）和培养基背面（基内菌丝）的颜色常常不同。

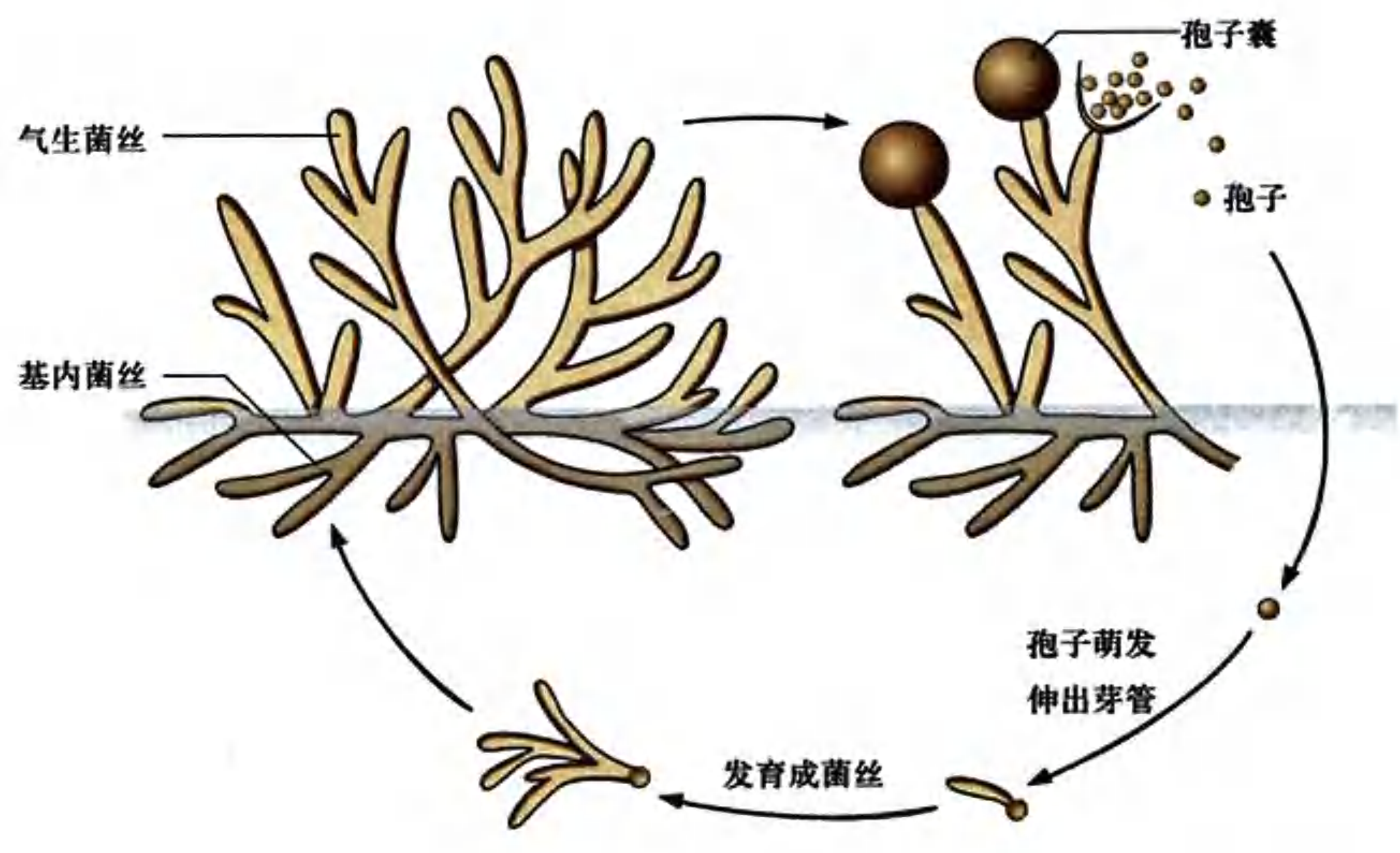


图6-29　放线菌的生活史

三、真核微生物——真菌

真菌（fungus, 复数为 fungi）是一大类真核细胞型微生物，分布极广，在自然界的物质循环中起着重要的作用。它主要包括：单细胞真菌——酵母菌，多细胞丝状真菌——霉菌，大型真菌——蘑菇等。真菌多为腐生，可以动、植物尸体、枯木烂叶为食；也有一些真菌是寄生的，可损害农作物或感染人体。真菌中的许多种类与人类的日常生活关系密切，我国古代就已用真菌制酱酿酒、发酵食物；有的真菌可用于农作物增产和抗生素生产。

（一）真菌的特点

1. 真菌的形态结构

真菌属于化能异养型微生物，具有细胞壁、细胞膜、细胞质以及细胞核。它的细胞核同高等生物的一样，由核膜、核仁、染色体等组成。大多数真菌的细胞壁中含有几丁质。此外，水生霉菌的细胞壁含纤维素，一些酵母菌则含葡聚糖和甘露聚糖。真菌细胞中含有细胞器，其核糖体的沉降系数为 80*S*。

除酵母菌外，真菌的菌体是由分支和不分支的菌丝（hypha，复数为 hyphae）构成。真菌的菌丝比放线菌的菌丝粗大得多，直径为 2~10 μm（图 6-30）。许多菌丝交织在一起，称菌丝体。真菌的菌丝有两类：无隔菌丝和有隔菌丝。无隔菌丝为长管状单细胞，细胞质内含多个核，如根霉、毛霉。有隔菌丝的横隔膜上有小孔，细胞质和细胞核可自由流通，一个细胞中可有一或多个核，大多数霉菌均属此类，如青霉等。按功能又可将菌丝分为气生菌丝（生在培养基表面）和基内菌丝（长在培养基内）两类。

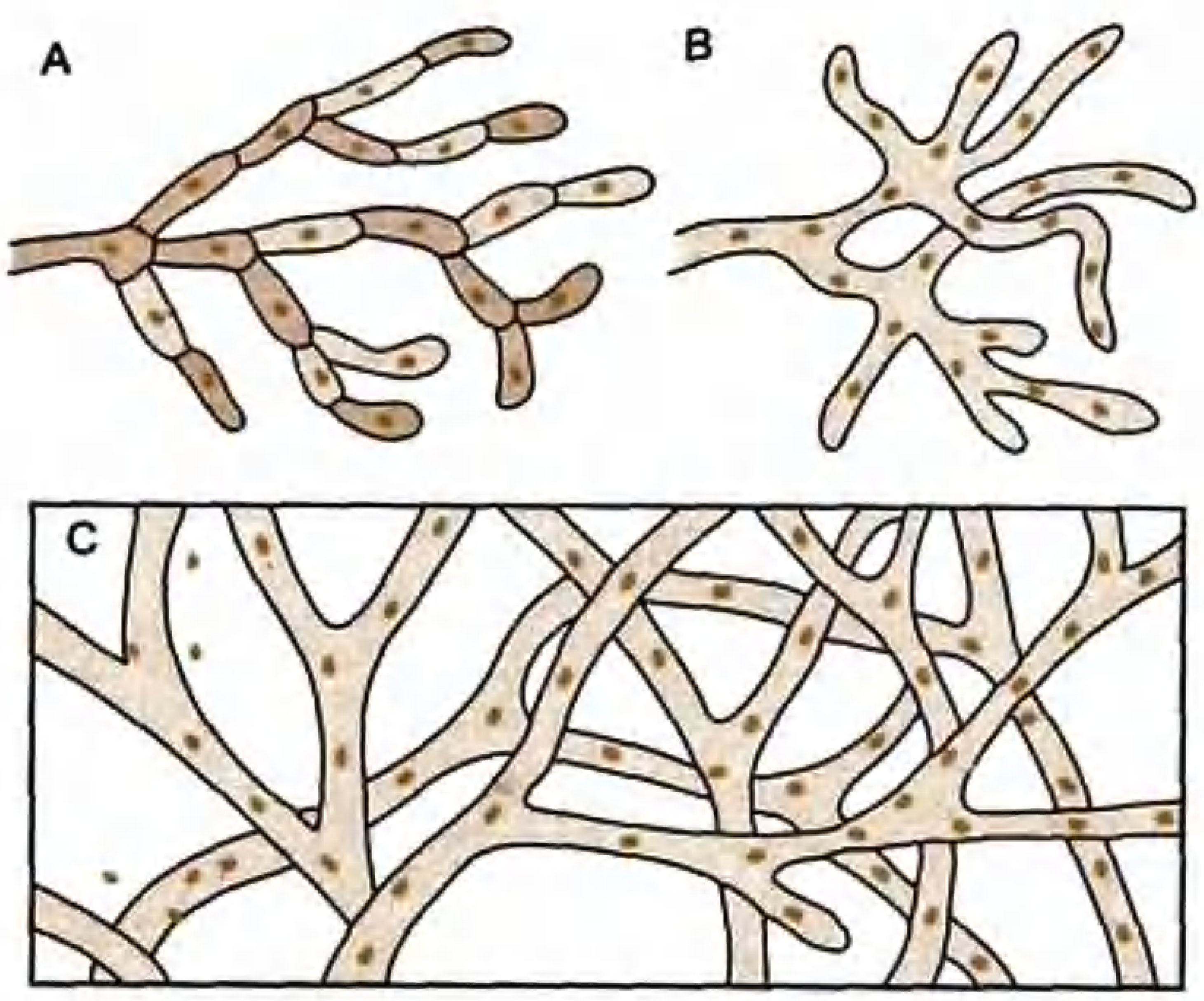


图6-30 真菌菌丝的形态 A. 有隔菌丝。B. 无隔菌丝。C. 菌丝体。

2. 真菌的繁殖

菌丝发育到一定阶段，可分化出特殊的繁殖结构（如孢子囊、子囊等），其中进行有丝分裂或减数分裂，形成无性或有性孢子。

真菌的孢子是繁殖体，在合适的培养基上，孢子发芽，伸出芽管，进而发育成新的菌丝体。真菌的生长，无隔菌丝表现为菌丝的延长，细胞核数目的增多；有隔菌丝表现为细胞数目的增多。真菌的繁殖能力很强，其方式多样。一种真菌，在不同的条件下，可进行无性生殖或有性生殖，亦可二者皆有。

真菌的无性生殖包括：① 可以形成无性孢子。② 以二分裂或出芽的方式繁殖。

真菌的有性生殖，经过质配、核配，形成二倍体的合子，然后，大部分真菌再经减数分裂形成单倍体的孢子（配子）；还有相当一部分真菌具有较长的双核期，即质配后并不马上核配，双核甚至可在细胞中同时分裂，一直持续到子细胞产生，如蘑菇。还有的真菌具有较长的二倍体期，如根霉的接合孢子，核配后直至适当的时候，二倍体孢子才进行减数分裂。

（二）酵母菌

酵母菌是应用较早的一类微生物，在国民经济和日常生活中极为重要，如食品饮料的生产，石油及油品的脱蜡，甘油的发酵，酶制剂的生产，饲用、药用和食用单细胞蛋白的生产。从酵母细胞中可提取多种药品（如核酸、核苷酸、维生素、凝血因子等）。近年来，在科研中把酵母菌尤其是酿酒酵母（*Saccharomyces cerevisiae*）作为遗传工程中有良好发展前途的受体菌。只有少数酵母菌能引起人或其他动物的疾病。

酵母菌在自然界分布很广，主要生长在偏酸性的含糖环境中，例如，在水果、蔬菜、蜜饯的表面以及果园土中最为常见，此外，在油田和炼油厂附近的土壤中也易分离到能利用烃类的酵母菌。

酵母菌是单细胞真核生物，细胞一般呈卵圆形、球形、圆柱形或柠檬形（图 6-31）。酵母菌细胞有细胞壁、细胞膜和细胞核（细胞核有核膜、核仁），还有液泡和液泡颗粒。典型的酵母菌细胞宽度为 2.5 ～ 10 μm, 长度为 4.5 ～ 21 μm。酵母菌的繁殖方式，多行芽殖，出芽生殖旺盛时形成芽簇。当细胞进行一连串的芽殖后，如果长大的子细胞与母细胞不分离，形成藕节状的细胞串，称为假菌丝，与霉菌的真菌丝完全不同。也有的酵母进行裂殖，还有些酵母能进行有性生殖，形成子囊孢子。

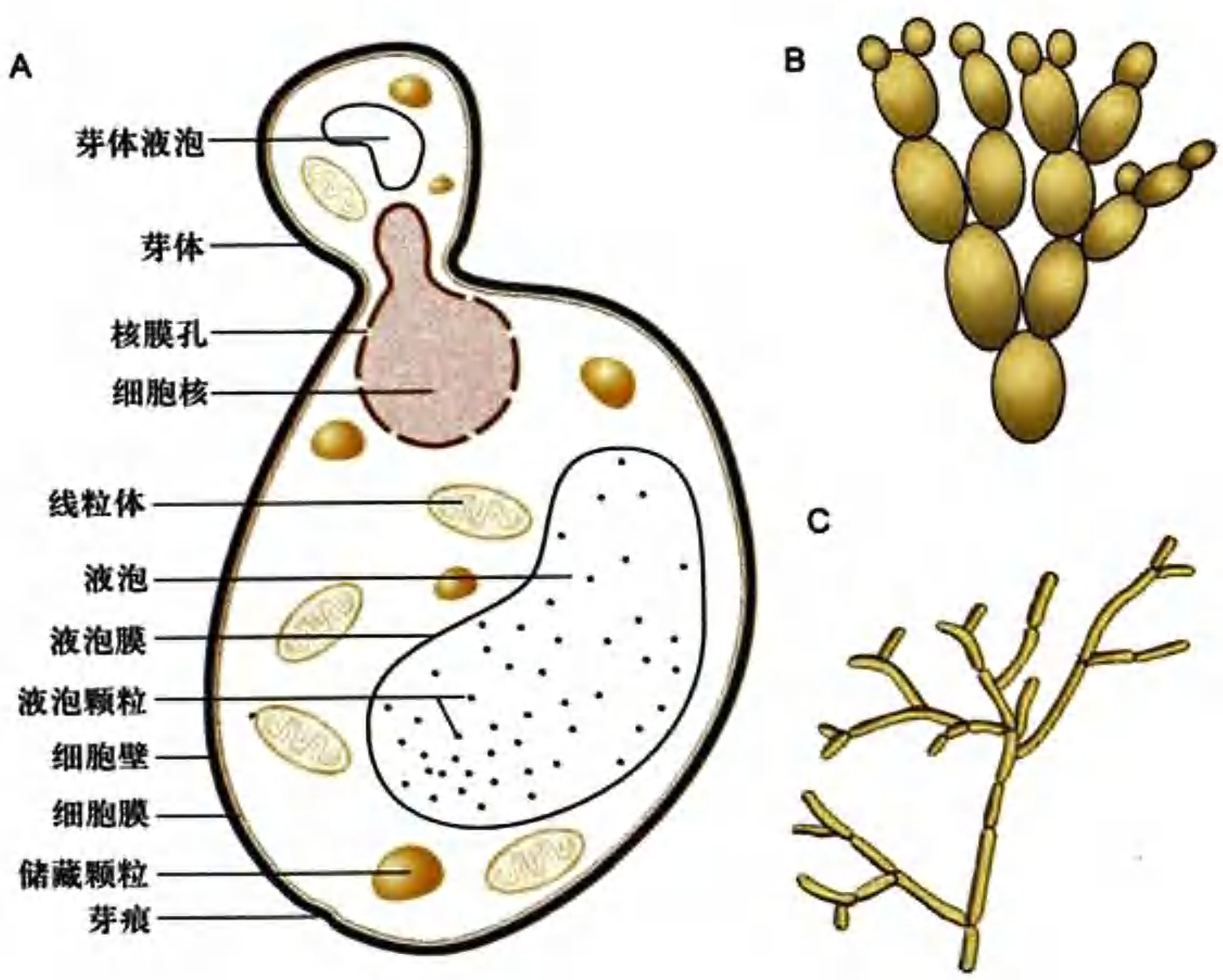


图6-31　酵母菌细胞的模式结构　A. 酵母细胞模式图。B. 芽簇。C. 假菌丝。

（三）霉菌

霉菌（mold）是丝状真菌（filamentous fungi）的俗名。霉菌与工农业、医疗、环境保护和生物学基本理论研究等方面有着密切的关系。许多酶制剂来源于霉菌，如蛋白酶、淀粉酶、纤维素酶等。利用霉菌可进行一些有机酸（柠檬酸、葡萄糖酸等）、抗生素（青霉素、头孢菌素等）、维生素及一些药物的生产。霉菌还用于食品酿造、生物防治、污水处理等。在基本理论研究中，可利用霉菌建立生化遗传模型。霉菌有害的一面是引起工业品霉变，引起植物病害，常造成毁灭性灾害，引起人和动物的浅部和深部病变。

6-29 霉菌的主要类群

霉菌的主要类群有根霉、毛霉、曲霉和青霉等。

四、非细胞型生物——病毒

病毒(viruse)不具细胞形态，个体很小，必须借助电子显微镜才能观察到。人以及动、植物的许多疾病都是由病毒引起的，同时病毒又是分子生物学的研究材料。

（一）病毒的一般特点

1935年，美国生物化学家斯坦莱（W. M. Stanley）从烟草花叶病病叶中提取出了病毒结晶。此事成为分子生物学发展中的一个里程碑，Stanley也因此获得诺贝尔奖。烟草花叶病毒（tobacco mosaic virus，TMV）结晶中含有核酸和蛋白质两种成分，而只有核酸具有感染和复制能力。后来又陆续发现各种亚病毒（类病毒、拟病毒和朊病毒等）。目前，人们很难对病毒下确切的定义。现将病毒有别于其他生物的特征归纳如下：

① 个体极小，能通过细菌滤器，只有在电子显微镜下才能看到。

② 无细胞结构，仅含一种类型的核酸（或DNA或RNA），其主要成分为蛋白质与核酸。

③ 无完整的酶系，不能进行独立的代谢活动。

④ 严格的活细胞内寄生，以复制的方式增殖。

⑤ 在离体条件下，以无生命的化学大分子状态存在，并可形成结晶。

⑥ 对抗生素不敏感，但对干扰素敏感。

作为非细胞型感染因子的病毒，其基本结构都是由蛋白质衣壳(capsid)包裹着核酸，组成核衣壳（nucleocapsid）。已知的病毒都只含一种核酸，DNA或RNA，而它可以是单链或双链分子，并据此而将病毒分型。

在球形病毒中，由完全相同的蛋白质亚单位以20面体对称方式排列成的衣壳包裹着核酸。烟草花叶病毒（TMV）呈杆状。噬菌体呈蝌蚪形，除有20面体对称的核衣壳作为头部，还有蛋白质亚单位螺旋排列而成的中空尾部，以及具有吸附功能的尾丝（图6-32）。

有些结构复杂的病毒有脂质的包膜（envelope）包裹着核衣壳，有时在包膜或核衣壳上还有刺突(spike)等附属物。引起艾滋病(ADIS)的人类获得性免疫缺陷病毒(HIV)、引起非典型性肺炎的SARS病毒就具有这样的包膜。包膜病毒的包膜大多来自宿主细胞膜的脂双层。有的包膜来自宿主核膜，如寄生于宿主细胞核的疱疹病毒。有包膜的病毒感染宿主细胞时，病毒的包膜与宿主细胞膜融合，或通过胞饮机制，核衣壳进入细胞质，开始感染过程。

宿主细胞表面有能与病毒选择性结合的特定化学基团（识别位点）。一旦结合，则核酸或整个病毒进入细胞质，并立即控制了宿主细胞的生物合成系统，按照病毒基因

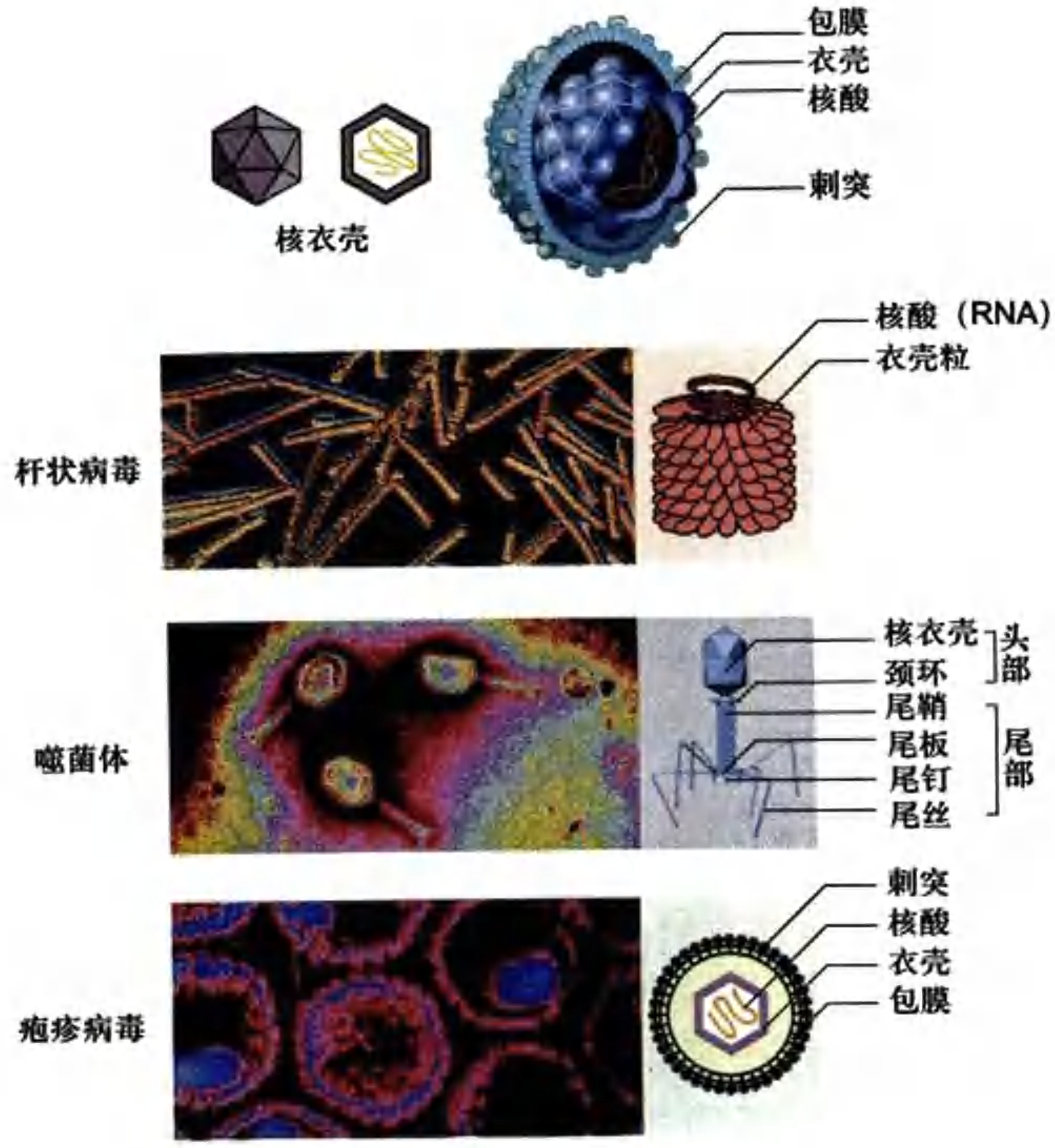


图6-32 病毒的基本形态

携带的遗传信息进行转录翻译。然后,合成的病毒蛋白质和核酸被装配成新的病毒粒子。通常许多装配好的病毒粒子,以裂解细胞(溶菌)或"出芽"的方式释放。这种增殖方式,称为复制。

病毒的种类很多，通常病毒对宿主有高度专一性，各种生物（包括古细菌、真细菌和真核生物）都可被不同的病毒侵染。病毒性感染，因缺少有效的药物和疫苗，难以防治且常具毁灭性。

（二）噬菌体

侵染细菌的病毒称噬菌体（phage），它通过裂解或溶源周期感染细菌细胞（图6-33）。

噬菌体依靠尾丝的尖端识别宿主细胞表面特异的受体并与之结合，使噬菌体牢牢地吸附在细胞上。然后尾部收缩，将头部的核酸压入宿主细胞。噬菌体的核酸立即控制了宿主细胞的代谢系统，指挥宿主细胞进行噬菌体核酸和蛋白质的合成。随着病毒的复制的完成，细菌细胞破裂。一个噬菌体的感染，可复制出成千上百个新的噬菌体。这种噬菌体称烈性噬菌体（virulent phage）。这样一个感染周期，称为裂解周期，又可称为烈性反应（virulent reaction）或裂解反应（lytic response）。

有时，病毒感染并未杀死宿主细胞，而是将其DNA整合在宿主DNA上，以一种潜伏方式保存自己（在反转录病毒中，当RNA的DNA"转录子"被合成后，再整合）。病毒的DNA与细菌DNA同步复制,随细菌的繁殖,传至后代。此过程亦称溶源性反应,带有病毒DNA的细菌称为溶源性细菌（lysogenic bacteria）,能够引起溶源性反应的噬菌体称温和噬菌体（temperate phage）。在一定条件，病毒的DNA可自发或诱发脱离宿主DNA分子，沿裂解途径进行烈性反应。

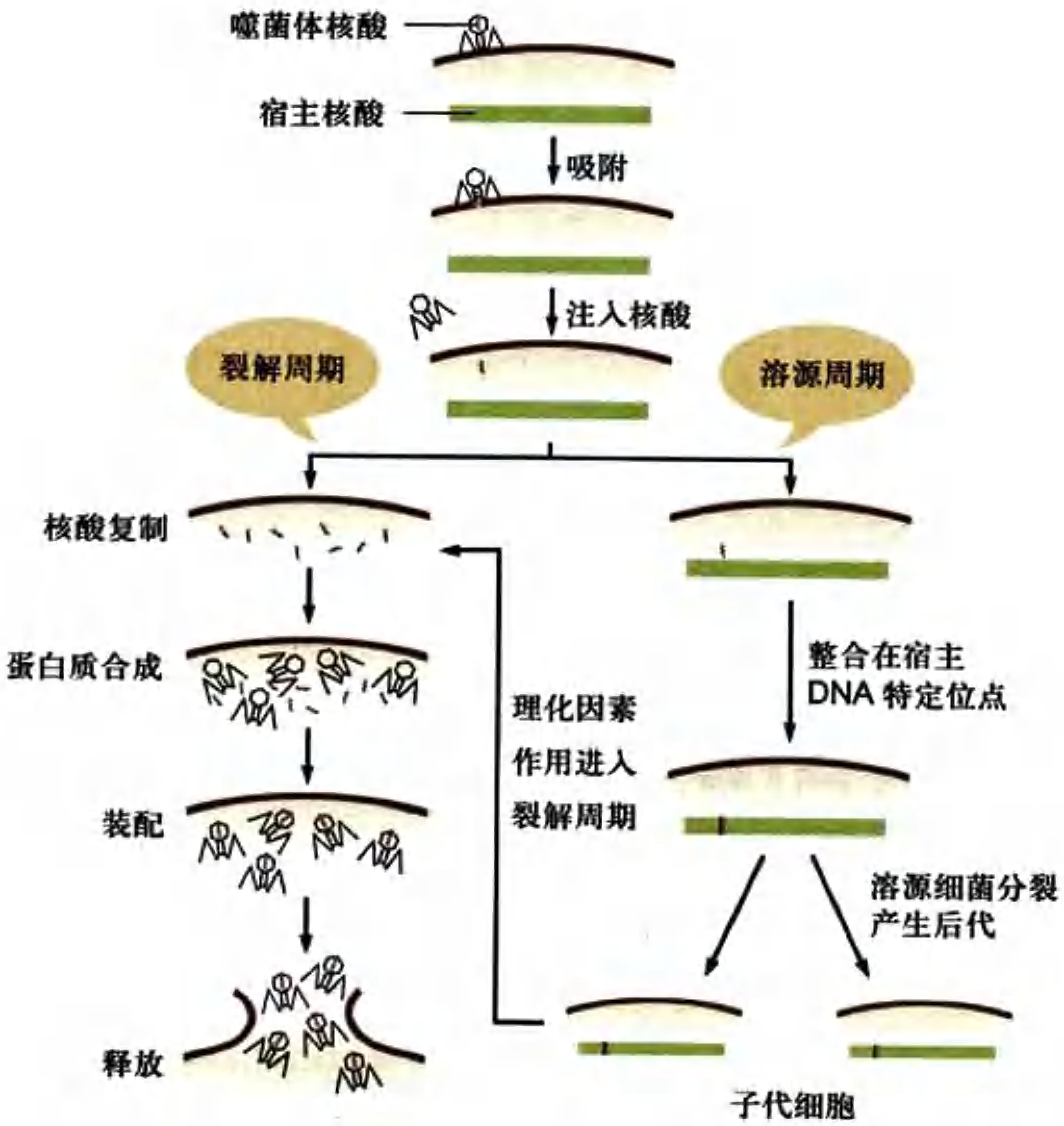


图6-33 噬菌体的生活周期

白喉杆菌（*Corynebacterium diphtheriae*）只有在感染了温和噬菌体后才能分泌毒素引起疾病。猩红热的病原菌（*Streptococcus pyogenes*）也是如此。这些噬菌体在细菌中进入溶源周期，改变了细菌原有的遗传特性，使其产生毒素，此现象称细菌的溶源性转变。

（三）动物病毒

许多病毒仅感染脊椎动物，另一些病毒特异性地感染昆虫或非脊椎动物。人类的许多疾病由病毒引发，如天花、流感、疱疹、麻疹、肝炎、脊髓灰质炎以及近来引起人们注意的艾滋病、SARS、禽流感等。

6-30 人畜共患疾病

例如，疱疹病毒是双链 DNA 病毒，它们在宿主细胞核中依靠宿主的代谢系统，复制病毒的 DNA。和噬菌体相似，疱疹病毒的 DNA 也可整合到宿主细胞的 DNA 分子中而成为原病毒（provirus），潜伏在那里。当条件合适时，如机体抵抗力下降、受凉或劳累等情况下，原病毒可脱离宿主 DNA 而复制，产生新的病毒使宿主发病。

有些 RNA 病毒可产生反转录酶，即能以自身 RNA 为模板反转录出 DNA，进而可整合到宿主染色体 DNA 中，成为 RNA 病毒的原病毒。原病毒的 DNA 转录又产生新的病毒 RNA，同时也产生 mRNA 进行病毒蛋白质的合成，如此产生出新的病毒颗粒。新产生的病毒以“出芽”的方式被释放。这种含反转录酶，能完成 RNA → DNA 的反转录过程的病毒称反转录病毒（retrovirus）。一些肿瘤病毒就是反转录病毒。反转录病毒的复制见图 6-34。

引起艾滋病（acquired immune deficiency syndrome, AIDS，即获得性免疫缺陷综合征）的病原体是人类免疫缺陷病毒（human immunodeficiency virus, HIV），是一种反转录病毒，

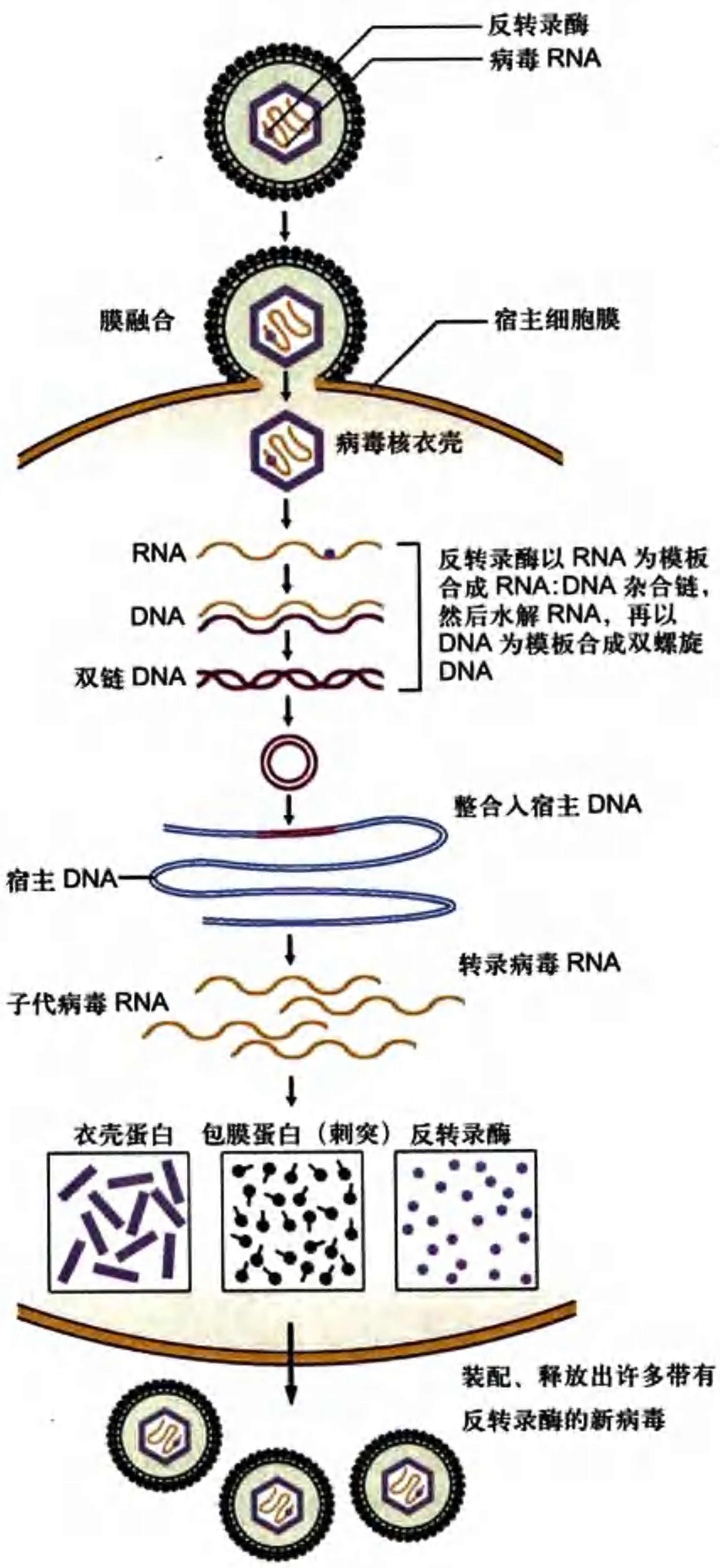


图6-34　反转录病毒的生活史

含有 2 个单链 RNA，能产生反转录酶。HIV 主要侵染 T 细胞等免疫细胞，使人体免疫系统丧失功能，对人体健康威胁极大。

（四）植物病毒

已知 1 000 多种植物疾病是由病毒引起的。通常植物病毒以蚜虫、叶蝉和飞虱等吮吸昆虫或无脊椎动物为媒介，从一株感染植株传播到另一植株。有的病毒是以真菌为媒介而传播，也有的病毒是通过带病毒的植物汁液接触无病毒植株伤口而感染，还有的通过嫁接感染。

烟草花叶病毒（TMV）是发现最早、研究最深入的一种植物病毒。TMV 呈杆状，

含 95% 的蛋白质和 5% 的单链 RNA（single strand RNA, ssRNA）。它共有 2 130 个蛋白质亚基（即衣壳粒），沿着 RNA 链以每 3 个核苷酸与一个亚基结合的方式，随同亚基以逆时针方向螺旋排列，最终形成极其稳定的杆状结构。有人报道 TMV 提取物在室温下放置 50 年后仍有感染力。

植物的病毒病有传染性和爆发性的特点。1936 年起，非洲加纳的可可树肿枝病，来势凶猛，迅速蔓延，患病植株大片死亡，至 1944 年已发展到全国，到了 20 世纪 70 年代蔓延至尼日利亚、多哥和象牙海岸等国。植物病毒病可使许多重要的经济作物遭受严重损失，如水稻黄矮病、烟草花叶病、番茄丛矮病、马铃薯退化病、玉米、油菜和苹果的锈病等。

不少国家政府已投入大量的人力、物力，以预防和控制植物病毒病。近年来，随着病毒分子生物学的日益深入，人们对病毒的结构与功能有了更加深刻的认识，运用 DNA 体外操作技术，把病毒改造成携带不同外源基因的优良载体，通过它们可将动植物或微生物的目的基因导入合适的受体系统中，从而获得具有新性状的“工程细胞”或“工程菌”。

（五）类病毒

类病毒（viroid）是寄生于动植物细胞中的最小的病原体。它是线状或闭合环状的单链 RNA，完全没有蛋白质外壳。通常，RNA 分子中碱基序列局部配对折叠呈发夹状，从而使类病毒看起来像细杆状。显然，类病毒的复制要依赖于宿主细胞。

类病毒可引起马铃薯块茎病、柑橘裂皮病、椰子树死亡病、菊花矮化病及黄瓜白化病等。马铃薯块茎病能大面积地毁坏马铃薯，导致严重减产；柑橘裂皮病，使树矮化，减少结果，造成柑橘减产。一种由类病毒引起的椰子树 cadang-cadang 病，毁灭了菲律宾种植园 1 200 万棵椰子树，造成 1 600 多万美元的经济损失。类病毒还可以引起仓鼠肿瘤，由此怀疑类病毒可能与人类的某些癌症有关。

（六）朊病毒

1982 年，美国学者 Prusiner 历时 8 年的研究，提出羊瘙痒病致病因子是一种蛋白质侵染因子（prion）的概念，并将其命名为朊病毒（virino）。Prusiner 因此获得了 1997 年的诺贝尔生理和医学奖。

已发现朊病毒可引起人和其他哺乳动物的多种神经系统疾病，大脑中由于有淀粉样蛋白沉淀（prion 累积）而出现海绵状空洞，如人类的库鲁病（Kuru）、克－雅氏病（Creutzfeldt-Jakob disease，CJD）、Gerstmann-Sträussler-Scheinker 综合征（GSS）、致死性家族失眠症（fatal familial insomnia, FFI）等；还可引起哺乳动物的羊瘙痒症、牛海绵样脑病、传播性貂脑病、北美黑尾鹿和北欧大猎狗慢性消瘦病以及外来有蹄类脑病等。

6-31 朊病毒的深入研究

人类利用微生物的潜力是无穷的。由于微生物细胞个体微小，比面值大，生化转化能力强，具有能进行快速自我复制的生命系统，而且它们还具有物种、遗传、代谢和生态类型的多样性，使得它们能够在解决人类面临的各种危机中发挥不可替代的独特作用。微生物工程就是利用微生物代谢的多样性，将其直接用于工业生产或通过现代化工业技术产生有用的物质，把粮食、能源、化学制品、环境控制等全球性课题联系起来的一种技术体系，是将传统发酵技术与 DNA 重组、细胞融合、分子修饰和改造等新技术结合并发展起来的生物工程技术。由于微生物工程具有投资少、见效快和污

6-32 大肠杆菌的功与过

染小的特点，因此日益受到重视，目前建立的一批微生物产业，如食品、饲料、医药、农药、生物化工、生物能等产业，已成为世界经济的重要组成部分。

第五节 保护生物多样性的艰巨使命

一、生物多样性及其研究层次

1. 什么是生物多样性

简单说来，生物多样性（biodiversity，biological diversity）就是生命形式的多样性，这里，更多指的是自然群落中的物种多样性（图 6-35）。这个领域的专业工作者，对生物多样性则有更为深入的认识和理解。在《生物多样性公约》(Convention on Biological Diversity，1992）里，生物多样性被定义为“来自陆地、海洋和其他水生生态系统及其所构成生态综合体等所有来源的、活的生物体中的变异性；这就包括了：物种内、物种之间和生态系统等多层次的多样性”。这里，把生物多样性放到生态系统中来认识，放到不同生命组织层次上来理解。故生物多样性的实质是指蕴藏在所有生命形式不同生命组织层次上生命过程信息的多样性。



图6-35 自然群落中的物种多样性

2. 生物多样性的基本层次

生物多样性的基本层次，亦有多种划分方法，其中遗传多样性、物种多样性及生态系统多样性是我们经常研究的 3 个层次。

（1）遗传多样性

狭义的遗传多样性（genetic diversity）主要是指生物种内基因的变化，包括种内显著不同的种群之间以及同一种群内不同个体之间的遗传差异。广义遗传多样性指地球上所有生物携带的各种遗传信息的总和。遗传多样性来自染色体畸变、基因突变及重组。



图6-36 遗传多样性在种内的表现

遗传多样性是生物适应环境能力存在广泛差异的物质基础，是生命进化和物种分化的基础（图 6-36）。

（2）物种多样性

物种多样性（species diversity）是指地球上动物、植物、微生物等生物种类的丰富程度。物种多样性包括两个方面：区域物种多样性及群落物种多样性。物种多样性是衡量一个地区生物资源丰富程度的客观指标。

在阐述一个国家或地区生物资源丰富程度时，最常用的指标是区域物种多样性。区域物种多样性的测量有以下 3 个指标：

① 物种总数，即特定区域内所拥有的特定类群的物种数目。

② 物种密度，指单位时空内的特定类群的物种数目。

③ 特有种比例，指在一定区域内某个特定类群特有种占该地区物种总数的比例。

（3）生态系统多样性

生态系统多样性（ecosystem diversity）主要是指生态系统类型的多样性和各种生态过程的多样性。生态系统是各种生物与其生存环境所构成的自然综合体。由于自然环境的变化和多样性，由生物和环境共同作用的生态过程也因此产生了多样性。各种类型和区域的生态系统多样性，将在后面结合我国情况介绍。

总之，物种多样性是构成生态系统多样性的基本单元。遗传多样性是生物多样性的内在形式，是物种多样性和生态系统多样性的基础。因此，生态系统多样性离不开物种的多样性，也离不开不同物种所具有的遗传多样性。

3. 提出生物多样性问题的紧迫性

20 世纪以来，随着世界人口的持续增长和人类活动范围与强度的不断增加，人类社会遭遇到一系列前所未有的环境问题，面临着人口、资源、环境、粮食和能源 5 大危机。这些问题的解决都与生态环境的保护和自然资源的合理利用密切相关。

人们在开展自然保护的实践中逐渐认识到，自然界中各个物种之间、生物与周围环境之间都存在着十分密切的联系，因此，自然保护仅仅着眼于对物种本身进行保护是远远不够的，往往也是难于取得理想的效果的。例如，要拯救珍稀濒危物种，不仅要对所涉及的物种的野生种群进行重点保护，而且还要保护好与该物种相关的许多物种，保护好它们的栖息地。或者说，需要对物种所在的整个生态系统进行有效的保护。从整体角度看问题，生物多样性问题的迫切性便十分明显了。

生物多样性是地球上生命经过几十亿年进化的结果，是人类社会赖以生存的物质基础，它们的未知潜力对人类生存发展美好前景有着无法估量的紧密关系。

二、生物多样性的生态经济功能

生物多样性对人类生存和发展的价值是巨大的。它提供人类所有的食物，以及诸如木材、纤维、油料、橡胶等许多重要的工业产品。中医药绝大部分来自生物，所以，生物多样性又是维持人们健康的重要组成部分。

生物多样性的生态功能价值也是巨大的，它在自然界中维系能量的流动、净化环境、

· 热点浅说 ·

生物多样性和生态系统稳定性

生物多样性与系统稳定性的关系是20世纪50年代以来一直争论的问题，目前形成两种不同的理论。

1. MacArthur 和 Elton 假说

MacArthur（1955）通过研究提出，群落（生态系统）的稳定取决于两方面的因素，一是物种的多少，二是物种间相互作用的大小，而物种的多少对稳定性的作用是基本的。一个物种较多的群落可能保持稳定。

Elton（1958）通过对物种入侵的研究提出，一个相对简单的植物或动物群落容易受到毁灭性的干扰，因而抵抗外来种入侵的能力较弱。Elton 有6条实验证据：① 数学模型分析表明，2种或少数物种动态的简单数学模型本身是不稳定的。② 实验条件下，物种简单的群落要比组成复杂的群落易于灭绝；要使捕食者和被捕食者能够共存，需要一个较为复杂的生物群落。③ 岛屿生物地理学研究表明，物种较少的小岛比物种多的大岛更容易受到外来物种的入侵。④ 作物种类或组分单一的农田生态系统更容易遭受外来种的入侵，而使得某一病虫害种群更易猖獗为害。⑤ 物种丰富的热带群落比温带、北方群落稳定性更高，受种群波动的影响更小。⑥ 为防治害虫而大量使用农药，结果捕食性、寄生性天敌少了，群落简化，导致处于被抑制状态的害虫种群大量繁殖、猖獗成灾。

2. May 的挑战

生物多样性越高，系统稳定性越强的观点曾经占了主导地位。但到了20世纪70年代以后这个观点却受到了挑战，甚至几乎被否定。

Gardner 等（1970）用数学方法研究表明，随机构造的复杂系统只是在关联度的某一临界值内稳定，超越该值，系统就会突然不稳定。May（1972）进一步强调了 Gardner 的结论，并进一步论述了物种（S）、种间联结（C）以及相互作用的强度（β）在系统由稳定状态变为不稳定状态过程中所起的作用。May 强调作为数学上的一个常识，复杂性的增加将不可避免地减低、削弱系统的稳定性。

改良土壤、涵养水源及调节小气候等多方面发挥着重要的作用。丰富多彩的生物与它们的物理环境共同构成了人类所赖以生存的生物支撑系统。

生物多样性的价值通常可以分为直接价值和间接价值两个方面。

（一）直接价值

生物多样性的直接价值指人们直接收获和使用生物资源所形成的价值（图 6–37）。

人类直接或通过生产环节从各种生物来源收获和消费的粮食、水果、薪柴、木材、肉类、药材等，少部分不通过流通环节，大部分通过商业和流通环节，产生巨大价值。

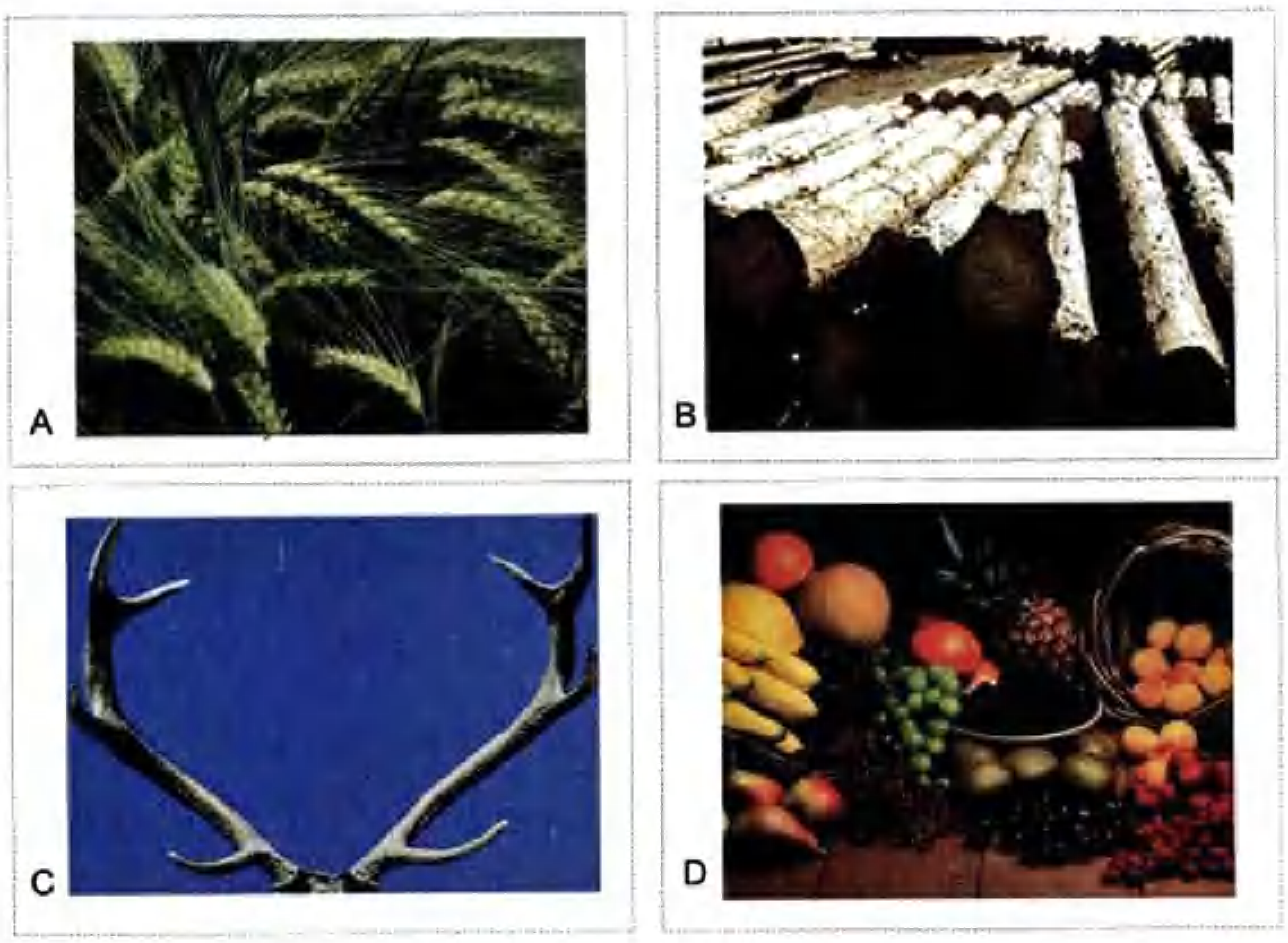


图6–37　生物资源的直接价值　A. 粮食作物。B. 木材。C. 药材。D. 水果。

（二）间接价值

生物资源的间接价值关系到生态系统功能，它并不表现在国家的核算体制上，但它们的价值可能大大超过直接价值。而且直接价值常常源于间接价值，因为收获的动植物物种必须有它们的生存环境，它们是生态系统的组成成分。间接价值包括非消费性使用价值、选择价值、存在价值和科学价值 4 种。

1. 非消费性使用价值

各种生物在维持生态系统的平衡和稳定方面具有重要作用。生物资源的非消费性使用价值是由生态系统的功能与生态效益所决定的（图 6–38）。这种效益因地域和物种的不同而各不相同。大致可归纳为以下几个方面：① 光合作用。② 通过传粉、基因流动、异花受精等维持进化过程。③ 污染物的吸收和分解。④ 娱乐和生态旅游（也称休闲价值）。⑤ 保护土壤，维持生物地化循环。⑥ 调节气候。⑦ 稳定水文。

2. 选择价值

生物资源中蕴藏着有潜在应用价值的基因，可以为人类寻找药物、引种和驯化野生动植物、培育农作物、家禽、家畜的新品种提供更多的可供选择的机会，如太平洋紫杉、野生西红柿、多年生的玉米等。

3. 存在价值

一些物种的存在，能为所在地区的人民带来某种荣誉感或心理上的满足。例如，

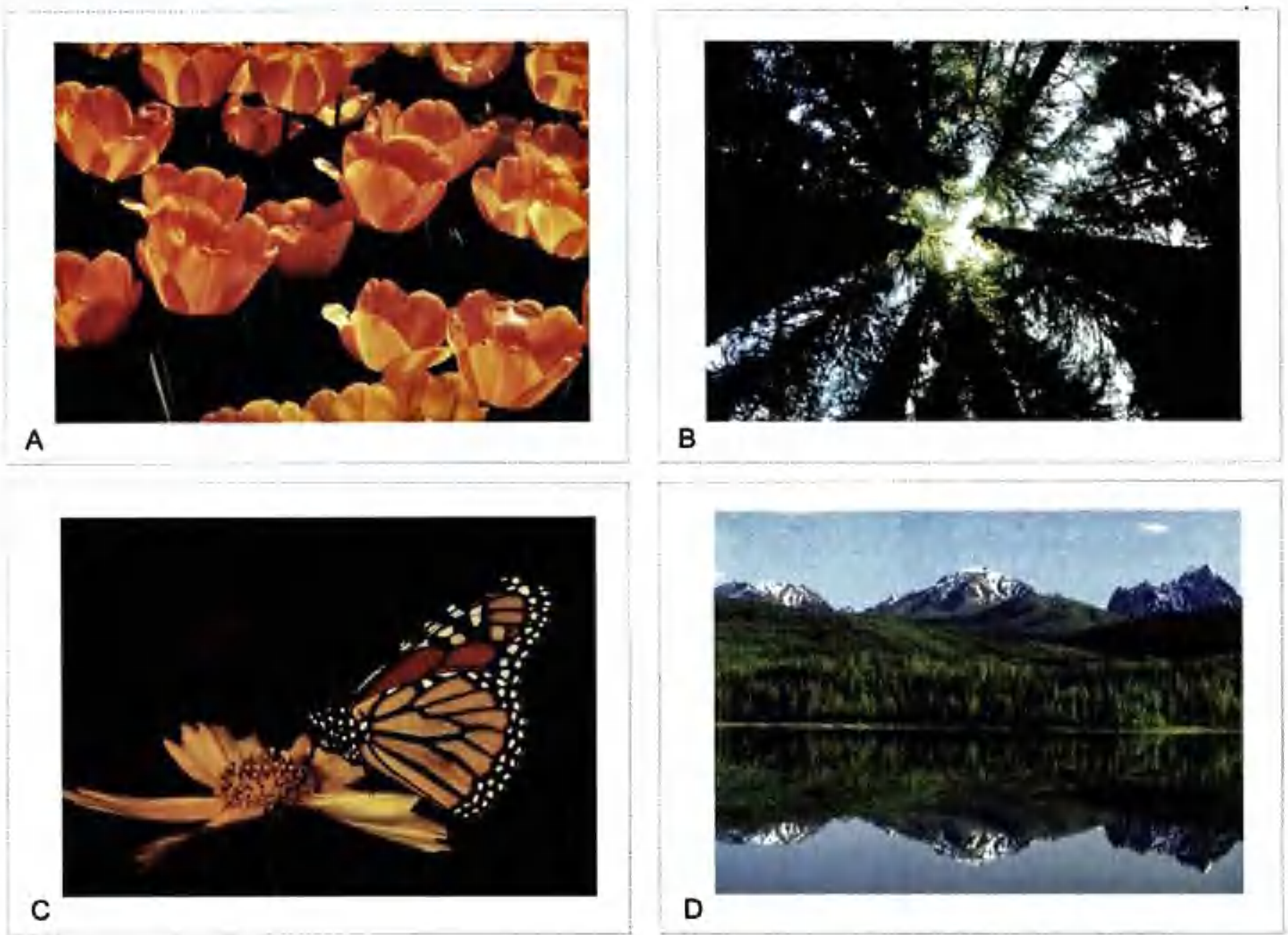


图6-38　生物资源的非消费性使用价值　A. 观赏植物给人以美的享受。B. 绿色森林提供强大的光合生产力。C. 生物多样性强化传粉作用。D. 绿色植被能够防风固沙，保持水土。

大熊猫常常作为代表中国人民的友好使者，访问其他国家。不同的国家常选择不同的动物和植物作为自己国家的象征。例如，中国的国鸟是红腹锦鸡，美国的国鸟是白头海雕，印度的国鸟是蓝孔雀，新西兰的国鸟是几维鸟，荷兰的国鸟是白琵鹭（图6-39）。

4. 科学价值

大多数生物种在科学上都有重要的研究价值。一些物种在生物演化中占有十分重要的地位，如孑遗植物——银杏等。

（三）保护生物多样性的重要意义

生物多样性是人类社会赖以生存和发展的基础。我们的衣、食、住、行及物质文化生活的许多方面都与生物多样性的维持密切相关。

① 生物多样性为我们提供了食物、纤维、木材、药材和多种工业原料。我们的食



图6-39　不同国家的国鸟　A. 中国国鸟：红腹锦鸡（梁启慧供图）。B. 美国国鸟：白头海雕。

物全部来源于自然界，维持生物多样性，我们的食物品种会不断丰富，人民的生活质量会不断提高。

② 生物多样性还在保持土壤肥力、保证水质以及调节气候等方面发挥了重要作用。

③ 生物多样性在大气层成分、地球表面温度、地表沉积层氧化还原电位以及 pH 等方面的调控方面发挥着重要作用。

④ 生物多样性的维持，将有益于一些珍稀濒危物种的保存（图 6-40）。



图 6-40　4 种国家一级保护动物　A. 黄腹角雉。B. 朱鹮。C. 大熊猫。D. 麋鹿。（A 由张雁云供图，B 由丁长青供图，C,D 由徐基良供图）

· 热点浅说 ·

有关生态系统中生物多样性功能的几种假说

1. 冗余假说（redundancy species hypothesis）

生态系统保持正常功能需要有一个物种多样性的阈值。低于它，系统的功能会受到影响，高于这个阈值则会有相当一部分物种的作用是冗余的。

2. 铆钉假说（rivet hypothesis）

所有物种对生态系统功能的正常发挥，都有贡献，不能相互替代。正像由铆钉固定的复杂机器一样，任何一个铆钉的掉失都会使机器受到影响。

3. 特异反应假说（idiosyncratic response hypothesis）

各个物种在生态系统中的作用是复杂而多变的，所以，物种的变化对生态系统功能的影响，无论其强度和方向均不可预测。

4. 零假说（null hypothesis）

生态系统的功能与物种多样性无关，物种的增减不影响生态系统功能的正常发挥。

三、中国的生物多样性现状

（一）中国是一个生物多样性极为丰富的国家

6-33 中国生物多样性的有关情况

中国具有丰富和独特的生物多样性，它有如下特点：

1. 物种丰富

中国有高等植物3万余种，占世界总数的10%；其中在全世界裸子植物15科850种中，中国就有10科，约250种，是世界上裸子植物最多的国家。中国有脊椎动物6 347种，占世界总数近14%。

2. 特有属、种繁多

高等植物中特有种最多，约17 300种，占中国高等植物总种数的57%以上；6 347种脊椎动物中，特有种667种，占10.5%。

· 热点浅说 ·

中国生物多样性的经济价值评估

根据《中国生物多样性国情研究报告》的研究成果，中国生物多样性的价值为39.33万亿元（约40×10^{12}）人民币（图1）。

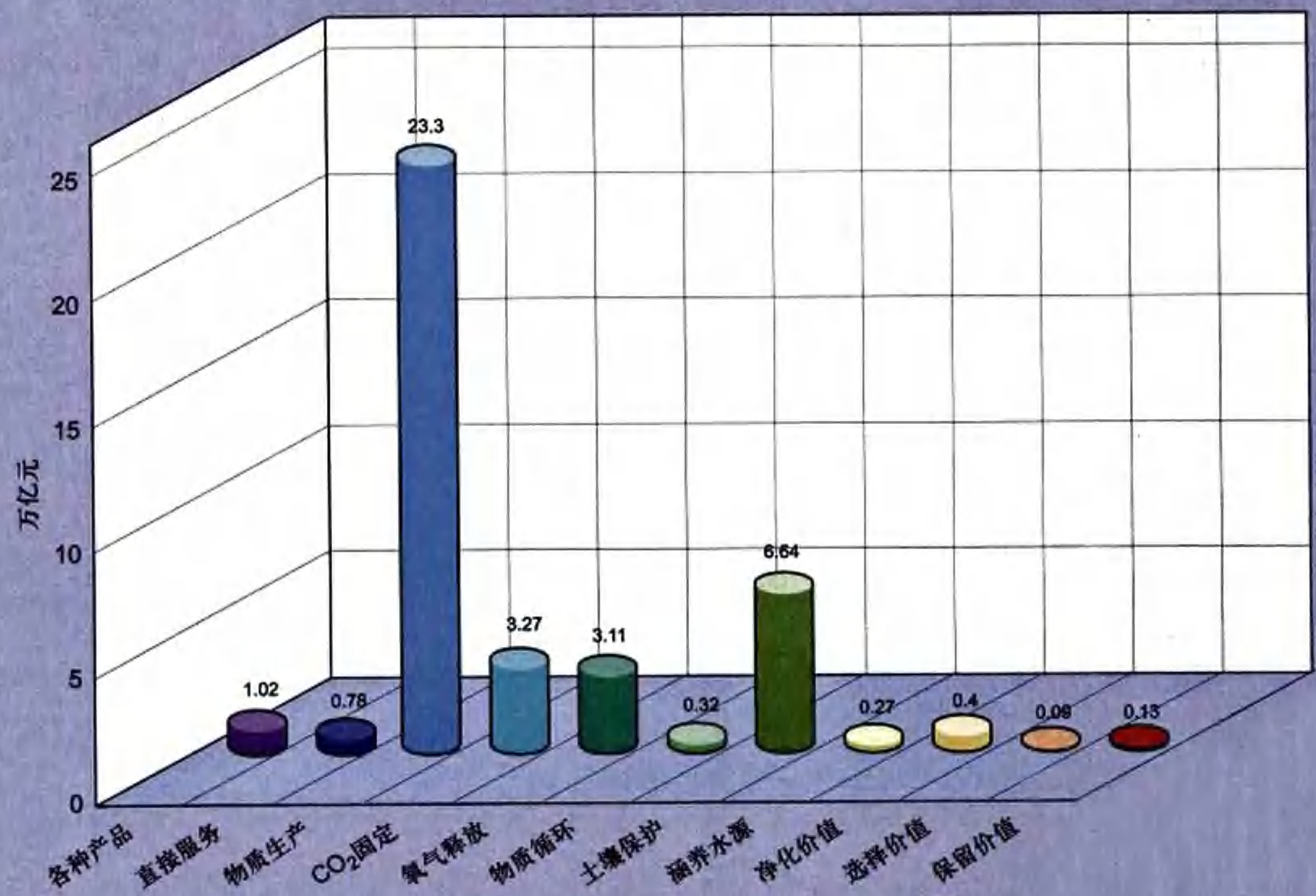


图1 中国生物多样性经济价值初步评估

3. 区系起源古老，珍稀物种甚多

由于中生代末中国大部分地区已上升为陆地，第四纪冰期又未遭受大陆冰川的影响，许多地区都不同程度保留了白垩纪、第三纪的古老残遗部分。如松杉类世界现存7个科中，中国有6个科。动物中大熊猫、扬子鳄、白鱀豚等都是古老孑遗物种。

4. 栽培植物、家养动物及其野生亲缘的种质资源非常丰富

中国是水稻和大豆的原产地，品种分别达5万个和2万个。中国有药用植物11 000多种，牧草4 215种，原产中国的重要观赏花卉超过30属2 238种。中国是世界上家养动物品种和类群最丰富的国家，共有1 938个品种和类群。

5. 生态系统类型丰富多样

中国具有地球陆生生态系统，如森林、灌丛、草原和稀树草原、草甸、荒漠、高山冻原等各种类型，由于不同的气候和土壤条件，又分各种亚类型599种。海洋和淡水生态系统类型也很齐全，目前尚无确切统计数据。

（二）中国的生物多样性保护任务艰巨

中国虽是全球12个生物多样性较高的国家之一。然而，由于在人口和经济迅速增长的同时，不加节制地对自然资源的开发，以及对生物多样性保护意识的不足，物种灭绝的速度加快，生物多样性正受到严重威胁。中国生物多样性面临的威胁主要来自以下几个方面：

1. 过度采集、砍伐和捕捞

使大批陆生和水生资源枯竭，物种濒危。例如，甘草是重要的中药，连续多年对甘草的掠夺性采集，不但使甘草产量急剧下降，并使出产甘草的内蒙古和西部草原地区生态破坏，加速荒漠化。又如，过度捕捞使我国传统的近海四大鱼类：小黄鱼、大黄鱼、带鱼和鲳鱼资源濒临枯竭。近年来，实行禁渔期办法，收到初步成效。

2. 生境破坏

滥伐林木，已使许多东北林区森林严重退缩，生境和生态系统都遭破坏。围湖造田、水利工程和近海海洋工程，也带来相当重的负面影响。扬子鳄、白鱀豚等珍稀濒危动物很难找到安静的栖息地，洄游性鱼类、蟹类的产卵、育卵受到影响。

3. 水体污染

大量工业废水、生活污水、农业废水直接排入江河湖海，造成水体严重污染。许多河道变黑变臭，鱼虾不能生长，亦不适宜人的饮用。湖泊和近海由于含磷、含有机物水污染，造成富营养化，少数藻类剧增，水中氧气不足，鱼类大量死亡，以及发生近海赤潮。

总之，中国的生物多样性保护的任务十分艰巨。保护环境、保护生物多样性，已成为中国社会持续发展中十分紧迫的课题。

四、生物多样性的保护

（一）保护生物多样性的迫切性

在人类出现以前，物种的灭绝与物种形成一样，是一个自然的过程，两者之间处于一种相对的平衡状态。据估计，物种自然灭绝的速度大约为每100年仅有90个物种灭绝。人类出现以后，尤其是近百年来，随着人口的增长和人类活动的加剧，物种灭绝的速度大大地加快了。以哺乳动物为例，在17世纪时，每5年有一物种灭绝，到20

· 热点浅说 ·

我国开展生物多样性保护的主要机构

1. 政府机构

国务院环境保护委员会、国家环保总局、国家林业局、农业部、建设部、国家海洋局等部门是我国实施生物多样性保护的重要职能部门。其中国家环保总局、国家林业局、农业部等单位在我国履行《生物多样性公约》，在开展野生动植物的就地保护方面发挥着主导作用。建设部在开展生物多样性的迁地保护方面肩负着神圣的职责。

2. 研究机构和学术团体

中国科学院、中国农业科学院、中国林业科学研究院的一些研究所，教育部系统的大专院校，各省市的地方科研机构，多有保护生物多样性的研究单位和课题组。中国动物学会、中国植物学会、中国生态学会等学术团体参与保护生物多样性的组织、宣传、评估等活动。已有大批的专家学者从事生物多样性保护的研究工作，他们的研究成果是开展生物多样性保护的科学依据。

3. 民间自然保护组织

近年来我国陆续成立了一些民间自然保护团体，如中国生物多样性基金会、中国野生动物保护协会、自然之友、绿色家园、地球村、大学生绿色营、绿色之友等。在开展生物多样性的宣传教育、科学普及和协助政府有关职能部门开展生物多样性的保护方面也发挥着重要的作用。

世纪则平均每 2 年就有一物种绝灭。就鸟类而言，在更新世的早期，平均每 83.3 年有一个物种绝灭，而现代则每 2.6 年就有 1 种鸟类从地球上消失。

目前，生物多样性正以前所未有的高速度在丧失。据国外的科学家估计，目前物种丧失的速度比人类干预以前的自然灭绝速度要快 1 000 倍。据联合国环境计划署估计，在未来的 20 ～ 30 年之中，地球总生物多样性的 25% 将处于灭绝的危险之中。在 1990—2020 年之间，因砍伐森林而损失的物种，可能要占世界物种总数的 5% ～ 25%，即每年将损失 15 000 ～ 50 000 个物种，或每天损失 40 ～ 140 个物种。同时野生动植物栖息地的丧失，也是十分惊人的。

6-34 《生物多样性公约》及生物多样性相关网站

大量的物种从地球上消失已引起了国际社会的广泛关注。保护生物多样性，已经不仅是生物学家的研究课题，更是国际社会、各国政府和民众紧迫的工作目标。

（二）保护生物多样性的基本途径

生物多样性保护有两种基本途径。

1. 就地保护（*in situ* preservation, on-site preservation）

就地保护是在野生动植物的原产地对物种实施有效保护。在大多数情况下，就地保护是保护生物多样性的最根本的途径。只有在野外，物种才能在自然群落中继续适应变化的环境进化过程。

2. 迁地保护（*ex situ* preservation, off-site preservation）

迁地保护是将野生动植物从原产地迁移到条件良好的其他环境中进行有效保护的一种方式。随着自然界环境状况的日益恶化，迁地保护越来越显示出其重要性。对于一些濒危物种来说，如果其野生种群数量太少，或适合其生存的自然栖息地已被破坏殆尽，则迁地保护将成为保存这些物种的唯一手段。我们应充分认识到迁地保护的作用，并在生物多样性的保护实践中积极有效地使用这一手段。

迁地保护和就地保护策略是相互补充的途径。来自迁地保护种群的个体，被适当地释放回野外，可加强就地保护工作；对圈养种群的研究能够人们增加对物种的基础生物学的了解，能为就地保护的种群提供新的保护策略。

对于农业生态系统中的生物多样性的保护，可以通过农业生产过程来完成。

思考题

1. 什么是生物分类的五界系统？
2. 什么是双名法？
3. 植物生活史有哪几种主要类型？
4. 植物组织有哪些主要的类型？
5. 简述植物各大类群的特点和分类。
6. 植物在地球生态系统中和在人类生活中起什么样的作用？
7. 动物界分为哪些主要门类？
8. 以人体为例，简述消化系统、呼吸系统、循环系统、排泄系统、激素系统和神经系统的结构与功能。
9. 简述卵子形成过程和月经周期。
10. 如何关注生殖健康？
11. 微生物有哪些特点？它包括哪些类型？
12. 试比较细菌、真菌的异同点。
13. 什么是病毒？它有哪些特点？
14. 什么是朊病毒？其发现有何理论意义和实践意义？
15. 生物多样性包括哪些方面内容？
16. 什么是生物资源的直接价值和间接价值？
17. 分析世界生物多样性锐减的原因。
18. 分析《生物多样性公约》中规定对保护生物多样性的作用。

推荐阅读材料

吴相钰．陈阅增普通生物学 [M]. 2 版．北京：高等教育出版社，2005.

周德庆．微生物学教程 [M]. 2 版．北京：高等教育出版社，2002.

强胜．植物学 [M]. 北京：高等教育出版社，2006.

Campbell N A, Reece J B. Essential Biology [M]. New York: Pearson Education, Inc, 2001.

第七章 生态与环境——生命世界的和谐生存

第一节 生态系统及生态平衡

一、生态系统的基本特征

在一定区域内，众多生物群落加上非生物环境成分（如温度、湿度、土壤等），构成了占据一定空间，具有一定结构，体现一定功能的动态平衡整体，称为生态系统（ecosystem）。

所以，生态系统是生物圈能量流动和物质循环的一个功能单位。

（一）生态系统的组成

生态系统可分为非生物组分和生物组分两部分。

1. 非生物组分

① 辐射　其中来自太阳的直射和散射辐射是最重要的辐射成分，通常称短波辐射。辐射成分里还有来自各种物体的热辐射，称长波辐射。

② 大气　空气中的二氧化碳和氧气与生物的光合和呼吸关系密切，氮气与生物固氮有关。

③ 水体　环境中的水体可能存在形式有湖泊、溪流、海洋等，也可以以降水和地下水的形式出现。水蒸气弥漫在空中，水分也渗透在土壤之中。

④ 土体　泛指自然环境中以土壤为主体的固体成分，其中土壤是植物生长的最重要基质，也是众多微生物和小动物的栖息场所。

自然环境通过其物理状况（如辐射强度、温度、湿度、压力、风速等）和化学状况（如酸碱度、氧化还原电位、阳离子、阴离子等）对生物的生命活动产生综合影响。

2. 生物组分

生物组分包括生产者、消费者和还原者（即分解者）三大功能类群。

① 生产者　主要是绿色植物，还有光合细菌、蓝绿藻和化能自养菌等。它们都能从简单无机物制造有机食物，它们在生态系统起着进行初级生产的作用。太阳光能只有通过生产者才能输入生态系统，成为消费者和还原者的能源。

② 消费者　消费者为异养生物，它们直接或间接以植物为食，主要是那些以其他

生物或有机质为食的动物，包括食草动物和食肉动物两类。还有介于食草动物和食肉动物之间的杂食动物。寄生者是特殊的消费者。

③ 还原者　还原者称为分解者，也属于异养生物，主要是细菌和真菌，还包括某些原生动物和食腐动物（如食枯木甲虫、白蚁、蚯蚓和某些软体动物等），它们把生物残体和排泄物分解为简单化合物，最终成为无机物质，归还到环境中，供生产者再利用。大约 90% 陆地初级生产量都需经还原者分解返回环境。可见，还原者在物质循环和能量流动中具有不可或缺的重要意义。

（二）生态系统的基本特征

组成特征——群落是生态系统的核心。不同生态系统由不同的生物群落与其生存的环境共同组成。

地区特征——系统具有一定的地区特点和空间结构。

时间特征——生态系统都有随着时间的推移，从形成到稳定，到衰落的演变过程。

开放特征——生态系统都是程度不同的开放系统，不断地从外界输入能量和物质，经过转换变为输出，从而维持系统的有序状态。

平衡特征——处于稳定阶段的生态系统，系统内各生物种内、种间及生物与环境之间在结构和功能方面具有复杂的动态平衡特征。

（三）生态系统中的食物链和食物网

1. 食物链

生物成员之间以食物营养关系（吃和被吃的关系）彼此联系起来的序列，称为食物链。通过食物链把生物与非生物、生产者与消费者、消费者与消费者之间连成一个整体（图 7-1）。食物链中每一个生物成员处在不同的营养级中。



图7-1　食物链

2. 食物网

由于一种生物常常以多种食物为食，而同一种食物又常常被多种消费者取食，于是生态系统内食物链交错起来,形成了食物网。食物网不仅维持着生态系统的相对平衡，还影响着生物的进化，成为自然界发展演变的影响因素之一。

以营养为纽带，把生物与环境、生物与生物紧密联系起来的结构，称为生态系统的营养结构。食物链和食物网是营养结构的基本单元，是物质、能量、信息流通的主要渠道。

二、生态系统的能量流动、物质循环和信息传递

生态系统的日常运作体现在能量流动（能流）、物质循环和信息传递 3 个生态过程上，人们也正是从这 3 个方面对生态系统进行研究和评估。

（一）能量流动

1. 生态系统中的能源和能流途径

生态系统的能量流动开始于太阳辐射能的捕获和转化，而结束于有机化合物的完全分解。能流通过生态系统的速率决定于在生态系统中生存的生物种类和数目。

太阳辐射能是生态系统中能量的最主要来源。太阳辐射中红外线的主要作用是产生热效应，形成生物的热环境；紫外线具有消毒灭菌和促进维生素 D 生成的生物学效应；可见光为植物光合作用提供能源。除太阳辐射外，对生态系统发生作用的一切其他形式的能量统称为辅助能。辅助能通常不能直接转换为生物的化学能，但可以促进辐射能的转化，对生态系统中光合产物的形成、物质循环、生物的生存和繁殖起着极大的辅助作用。辅助能分为自然辅助能（如潮汐作用、风力作用、降水和蒸发作用）和人工辅助能（如施肥、灌溉等）。

生态系统中能量流动的主要途径为，能量以日光（sunlight）形式进入生态系统，以植物物质形式贮存起来的能量，沿着食物链和食物网流动通过生态系统，以动物、植物物质中的化学能形式贮存在系统中，或作为产品输出，离开生态系统，或经生物有机体呼吸释放的热能自系统中丢失。生态系统是开放的系统，某些物质还可通过系统的边界输入，如动物迁移、水流的携带、人为的补充等。

2. 能量转化效率和生态金字塔

进入生态系统的太阳光能量，只有少部分被绿色植物吸收，其余大部分能量未被吸收或以热的形式离开生态系统。在植物吸收的能量中只有一部分转化为食物能（生物化学能），另一部分用于自身的呼吸消耗，所释放的热量从系统中丢失。

由植物物质形式贮存起来的能量，其中一部分可能作为产品输出，离开生态系统；其余都通过消费者和还原者，沿着食物链和食物网流动通过生态系统。

（1）能量效率

值得注意的是，能量在生态系统内流动中，是不断耗损的。耗损是多方面的，包括：① 由于不可食而不能被下一个营养级的生物利用，② 可以利用但因消费者密度低或食物选择限制而未能充分利用的，③ 利用了而未被同化的，④ 同化后被呼吸消耗掉的，等等。

研究表明，在自然生态系统中，营养级之间能量的转化，大致只有 1/10 转移到下一个营养级以组成生物量，9/10 被生物体代谢损耗掉，因而称为“十分之一定律”。

（2）生态金字塔

由于能量经过一个营养级时被净同化的部分都要大大少于前一营养级，当营养级由低到高，其个体数目、生物量或所含能量就通常呈现塔形分布，称为生态金字塔（图7-2）。



图7-2　生态金字塔

生态金字塔可以用生物个体的数量为比较单位（个数 /m^2），称为数目金字塔；也可用各个营养级生物 的质量为比较单位（kg/m^2），称为生物量金字塔；更好的办法是以单位时间内生态系统中各营养级所同化的能量为比较单位［$kJ/(m^2\cdot d)$］，称为能量金字塔。

生态金字塔直观地解释了各种生物的多少和比例关系。例如，自然生态系统中大型肉食动物如老虎等的数量不可能很多。研究生态金字塔，对提高生态系统每一级的转化效率和改善食物链上的营养结构，获得更多的生物产品有指导意义。例如，人作为生态系统食物链的一员，其增长速度不能脱离支持人类生活的食物的生产基础。

（二）物质循环

1．从不同角度分析生态系统的物质循环

各种化学元素在不同层次、不同大小的生态系统内，乃至生物圈里，沿着特定的途径从环境到生物体，再从生物体到环境，不断地进行着流动和循环，这就是物质循环。生态系统的物质循环又可以区分为两类：

① 地质大循环　物质或元素经生物体的吸收作用，从环境进入生物有机体内，然后生物体以死体、残体或排泄物形式将物质或元素返回环境，进入大气圈、水圈、岩石圈、土壤圈、生物圈的循环，是闭合式的循环。

② 生物小循环　环境中元素经生物吸收，在生态系统中被相继利用，然后经过分解者的作用再为生产者吸收、利用的循环，是开放式的循环。

2．几种重要的物质循环的实例

（1）碳循环

碳元素是构成有机物的基本成分，环境中的碳，一部分以碳酸盐类岩石形式存在，大部分为空气中以及溶于水中的二氧化碳。二氧化碳通过光合作用被固定在有机物质中，然后通过食物链的传递，在生态系统中进行流动（图 7-3）。直至动植物死后，残体被分解，二氧化碳重新释放至大气中。此外，碳以动植物有机体形式深埋地下，在还原条件下，形成煤、石油和天然气，当人们开采利用这些化石燃料时，二氧化碳被再次释放进入大气。

据估计，地球陆地上每年有 2×10^{10} ～ 3×10^{10} t 碳被固定到有机化合物中。二氧化碳的固定速率因植被类型不同有着很大的差异，热带雨林固定的碳（二氧化碳形式）为 1 ～ 2 $kg/(m^2\cdot a)$，中纬度森林和农田的同化量在 0.2 ～ 0.4 $kg/(m^2\cdot a)$ 之间，北极冻土带和沙漠地区只有 0.01 ～ 0.02 $kg/(m^2\cdot a)$。海洋中浮游植物每年固定的二氧化碳的总量与陆地植被的年固定量粗略相等。

农业生态系统中碳的同化随工业辅助能的投入而增加，但动植物残体和残余物中

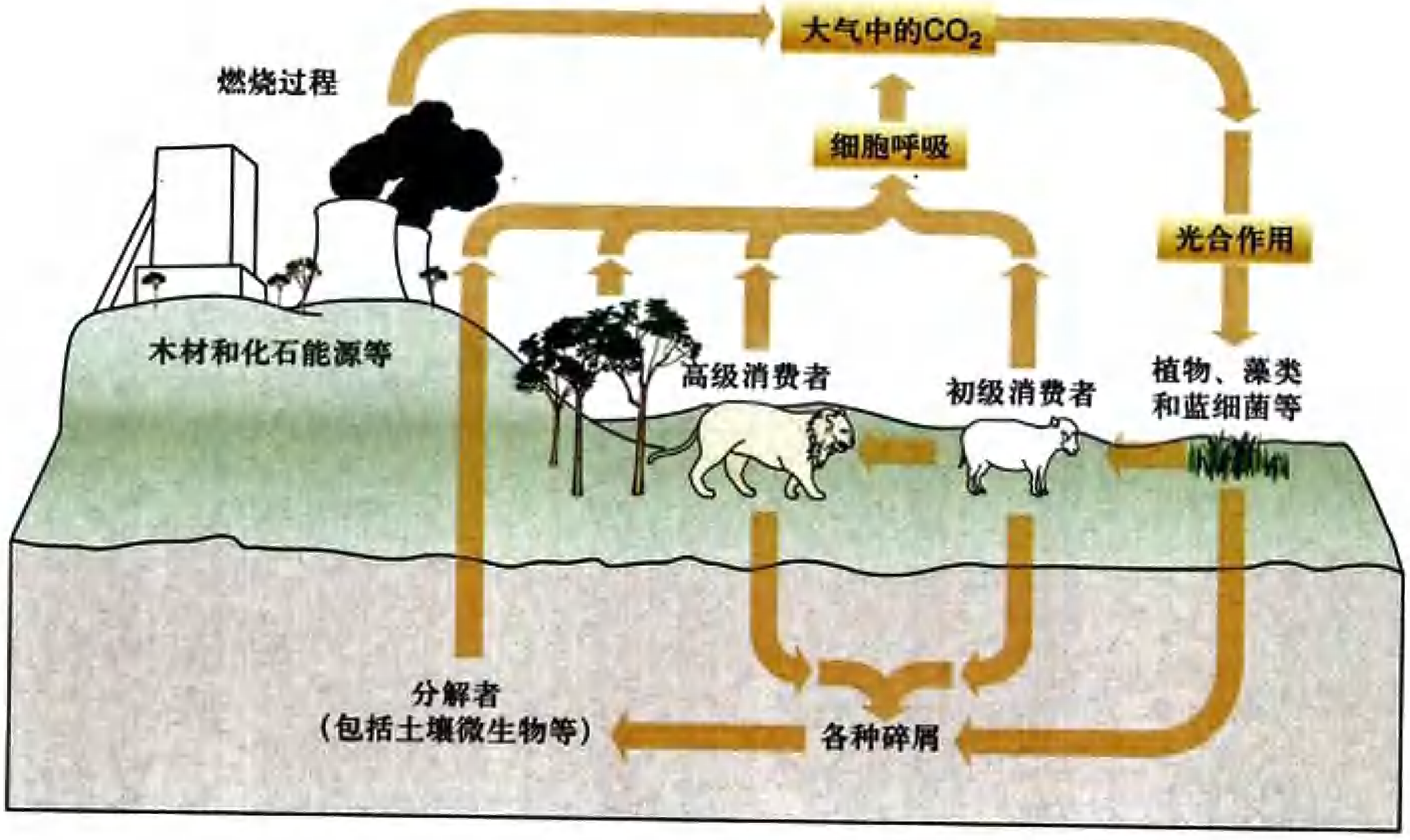


图7-3 二氧化碳循环

的碳是以有机物形式返回土壤，还是以二氧化碳形式返回大气，则会显著影响着系统的碳素循环。如果这些非经济产品的有机物不能通过秸秆还田和沤制使用有机肥的方式返回到土壤，则土壤微生物的碳源将会减少，土壤有机质含量可能下降，长期处于这种状况，将造成地力的持续衰退。

（2）氮循环

氮是蛋白质和核酸中不可缺少的元素组分。大气中氮的含量为78%，总量约3.8×10^{15} t，但不能为大多数植物直接利用。只有通过固氮菌和蓝绿藻等生物固氮、闪电和宇宙射线的大气固氮，以及工业固氮的途径，以硝酸盐或铵盐化合物形态，才能为多数植物吸收利用。在生物圈中，每年全球大气固氮大约为7.6×10^9 t，生物固氮大约为0.175×10^9 t，工业固氮的总量远比生物固氮的量要少得多，1977年为$0.045\,9\times10^9$ t。

在生态系统中，植物从土壤中吸收硝酸盐和氨化物，变成氨基酸（图7-4）。氨基酸彼此联结构成蛋白质分子，再与其他化合物一起建造了植物有机体，于是氮素进入生态系统的生产者有机体，进一步为动物取食，转变为含氮的动物蛋白质。动植物排泄物或残体中的有机氮被微生物分解为NH_3返回环境，NH_3可被植物再次利用，进入新的循环。氮在生态系统的循环过程中，常因有机物的燃烧而挥发损失；或因土壤通气不良，硝态氮经反硝化作用变为游离氮而挥发损失；或因灌溉、水蚀、风蚀、雨水淋洗而流失等。损失的氮或进入大气，或进入水体，变为多数植物不能直接利用的氮素。因此，必须通过各种固氮途径来补充，以保持生态系统中氮素的循环平衡。

工业固氮是一种具有明显的生态负效应的产业，消耗能源，生产和运输成本高，并且可能造成环境的污染。开发生物固氮资源对增加农业生态系统的氮素输入，提高生态系统生物产量具有重要意义。在生物固氮资源方面，豆科作物的共生固氮占全球生物固氮总量的40%左右。其次，农田中分布的好气性自生固氮菌和嫌气性固氮梭菌是依赖有机能源的异养菌，固氮量为2～3 kg/hm^2。

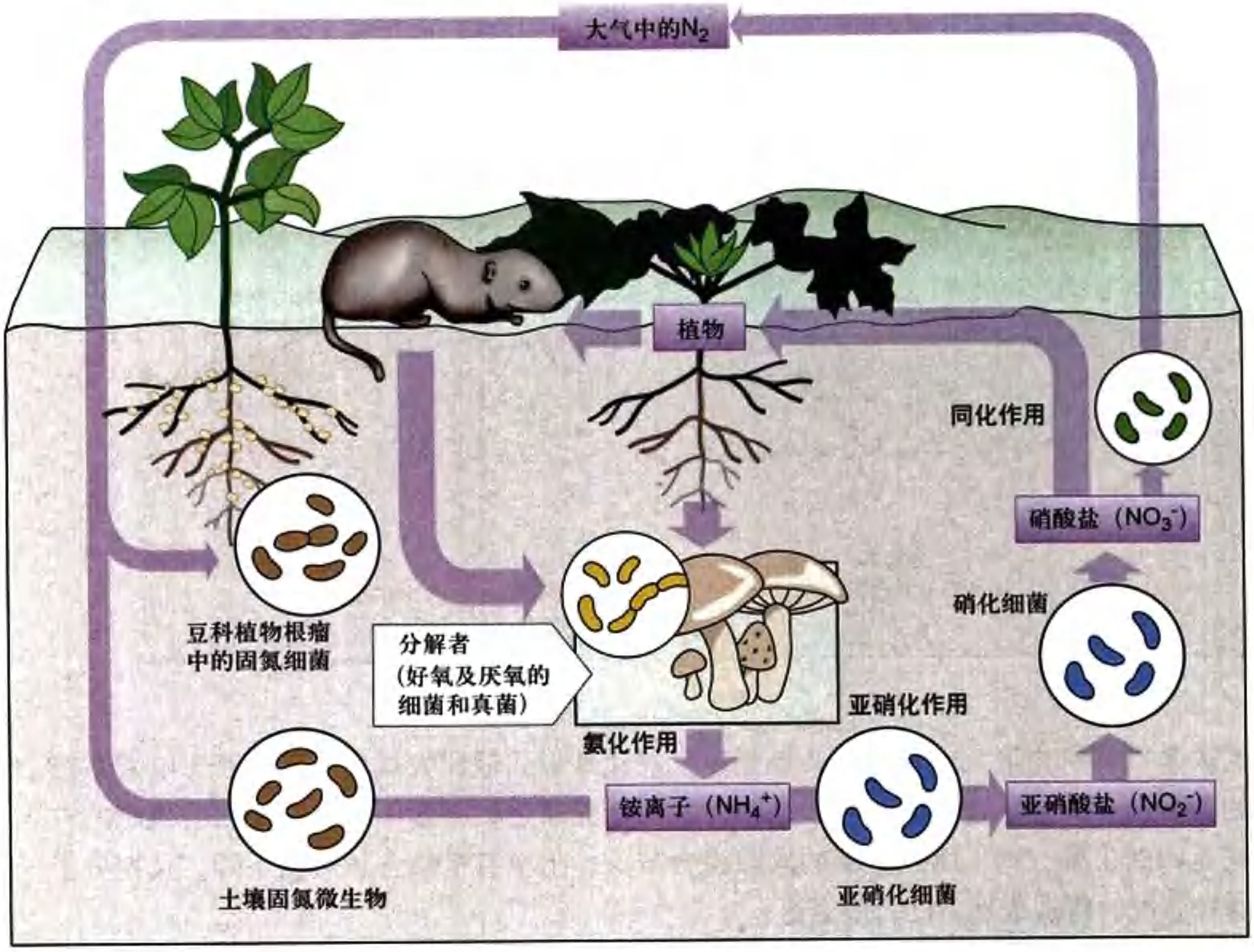


图7-4　氮循环

（3）磷循环

磷循环属典型的沉积循环（图 7-5）。磷是构成细胞膜和核酸所必需的成分，并且是生物能量代谢的必要成分。磷以不活跃的地壳作为主要贮存库。岩石土壤风化释放的磷酸盐和农田中施用的磷肥，被植物吸收进入植物体内。含磷的有机物沿食物链传递，并以粪便、残体归还土壤；同时，还以枯枝落叶、秸秆直接归还土壤。各种磷的有机化合物经土壤微生物的分解，转变为可溶性的磷酸盐，可再次供给植物吸收利用，这是磷的生物小循环。在这一循环过程中，一部分磷脱离生物小循环进入地质大循环，或在陆地表面磷矿化；或受水的冲蚀进入江河，流入海洋。

据估算，全世界磷矿含量折合纯磷约 1.98×10^{10} t。如果以近年来磷的消费率估计，可持续使用 1 750 年；如果考虑到磷的消费率的增长 2.76 倍于人口的增长率，则地壳内的磷贮量将在 90 年内耗尽。因此，对于磷资源的合理使用一直为农学家和生态学家们所重视。农业生产上实行水土保持耕作法，可有效减少磷的流失。含磷有机肥的循环利用可减轻对磷矿资源的需求压力。

（4）水循环

水以固、液、气三态存在。水既是生物体的必要成分，也是生物体内各种生命过程的介质。环境中水分的运动对生物的生命活动有着重要的生态作用。水在生物圈的循环，可以看作是从水域开始，再回到水域而终止（图 7-6）。水域中，水受到太阳辐射而蒸发进入大气中，水汽随气压变化而流动，并聚集为云、雨、雪、雾等形态，其中一部分降至地表。到达地表的水，一部分直接形成地表径流进入江河，汇入海洋；一部分渗入土壤内部，其中少部分可为植物吸收利用，大部分通过地下径流进入海洋。

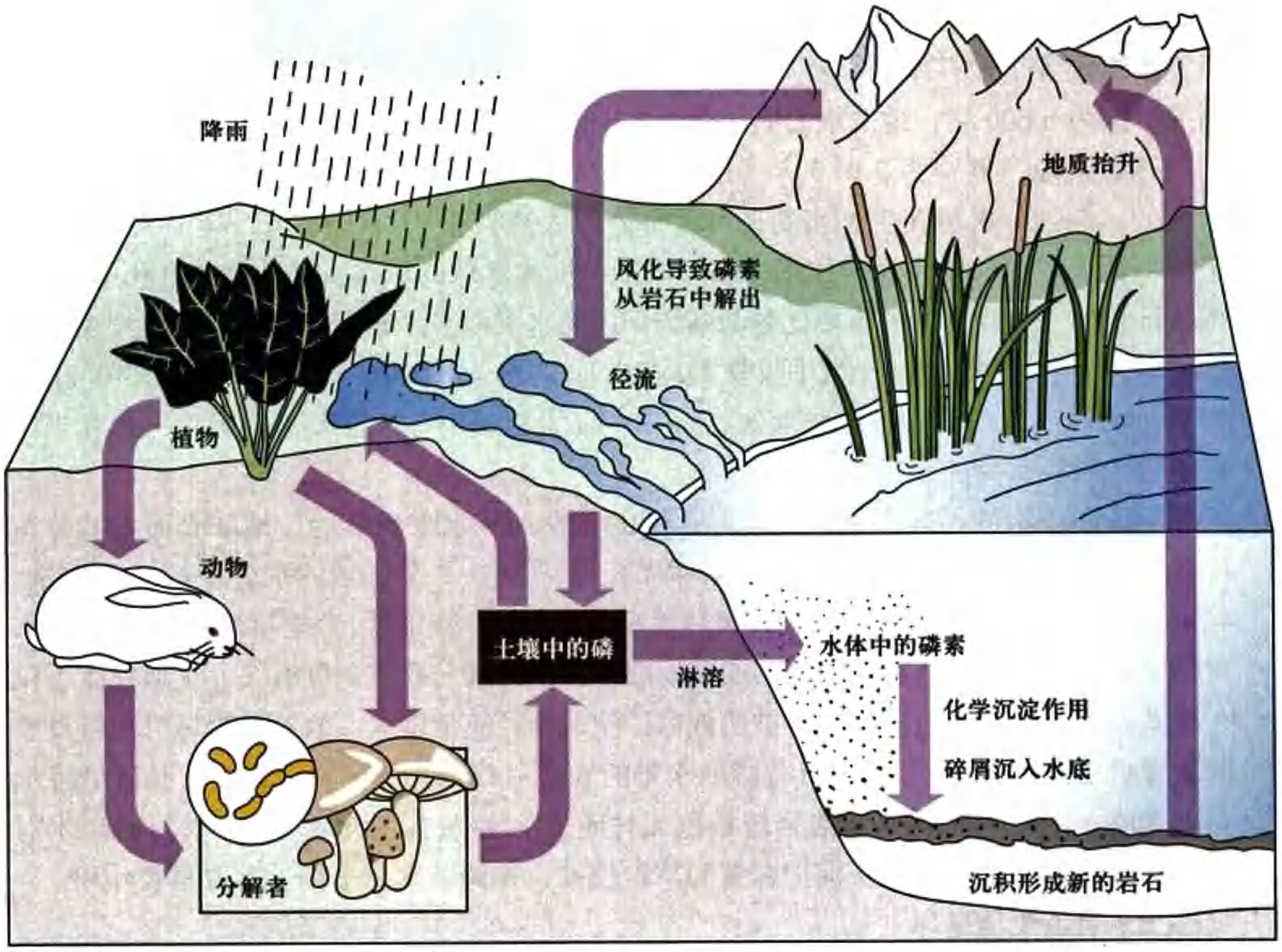


图7-5　磷循环

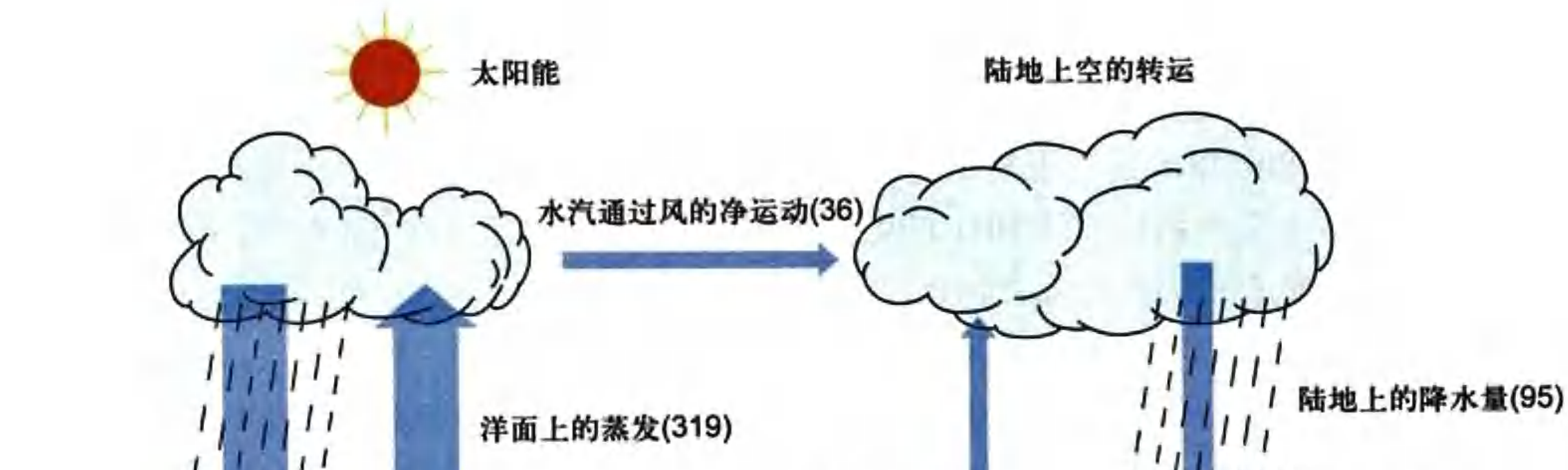


图7-6　水循环

植物吸收的水分中，大部分用于蒸腾，只有很小部分为光合作用同化形成物质，并进入生态系统，然后经过生物呼吸与排泄返回环境。

水通过各个贮存库的循环周期的长短因贮存库的大小不同而有显著差异。冰川水的周转期为 8 600 年；地下水的周转期为 5 000 年；江河水只有 11.4 天；植物体内水分的周转期最短，夏季为 2 ～ 3 天。植物体含水量虽小，但流经植物体的水分数量却是巨大的。例如，水稻在生长盛期，每天每公顷大约吸收 7.0×10^4 t 水，其中大约 5% 用于维持原生质的功能和光合作用，95% 以水蒸气和水珠的形式，从叶片的气孔中排出。据估计，参与光合作用的水要比参与蒸腾作用的水少得多。如生产 2.0×10^4 kg 鲜重的植物物质，在生长期间要从土壤中吸收 2.0×10^6 kg 的水。2.0×10^4 kg 鲜重中有 5×10^3 kg 干物质，余 1.5×10^4 kg 为可蒸发水分。5×10^3 kg 干物质中有结合水 3×10^3 kg，仅相当于自土壤中吸收水分的 0.15%。

生物圈中水的循环平衡是靠世界范围的蒸发与降水来调节的。地球表面水的分布不仅存在着地域上的差异，还存在着季节上的差异。一个区域的水分平衡受降水量、径流量、蒸发量和植被截留量，以及自然蓄水量的影响。降水量、蒸发量的大小又受地形、太阳辐射和大气环流的影响。地面的蒸发和植物的蒸腾与农业制度有关。土地裸露不仅土壤蒸发量增大，并由于缺少植被的截留，使地面径流量增大。繁茂的森林可截留夏季降水量的 20% ～ 30%，草地可截留降水量的 5% ～ 13%，林区比无林或少林区域降水量多 30%左右。林地内，地表径流量比无林地少 10%左右。坡地上，森林可减轻水对土壤的冲刷和侵蚀。因此，保护森林和草地植被，在调节水分平衡上有着重要作用。

(5) 有毒物质循环

某种物质进入生态系统后，若在一定时间内直接或间接地有害于人或其他生物，就称为有毒物质或污染物。有毒物质种类繁多，包括有机的、无机的有毒物质。它们进入生态系统的途径也是多种多样，有些物质是人们直接抛弃到环境中，有的可通过冶炼、加工制造、化学品贮存、运输以及日常生活、农事操作等过程而进入生态系统。

值得注意的是，在生态系统物质循环过程中，一些有毒物质可能沿着食物链在生物体内积累和浓缩。其结果是愈是位于上层营养级的生物，其体内有毒物质的残留浓度愈高。水生生态系统中的 DDT 的生物浓缩和积累是众所周知的例子(图 7–7)。因此，应尽可能避免有毒物质进入食物链。

(6) 生物浓缩和生物积累及生物放大

① 生物浓缩　生态系统中同一营养级阶层上的许多生物种群或者生物个体，从周围环境中蓄积某种元素或难分解的化合物，使体内该物质的浓度超过环境中的浓度的现象，又称为生物富集。

② 生物积累　生态系统中生物不断进行新陈代谢的过程中，体内来自环境的重金属元素或难分解化合物的浓缩系数不断增加的现象。

③ 生物放大　在生态系统的食物链上，高营养级的生物以低营养级生物为食，从而使得那些不能被同化的重金属或化合物在生物有机体中的浓度随着营养级的提高而增大的现象。

(三) 信息传递

信息是实现世界物质个体间相互联系的形式。每一个信息过程都有 3 个基本环节：信源 (信息产生)、信道 (信息传递)、信宿 (信息接收)。多个信息过程相连就使系统

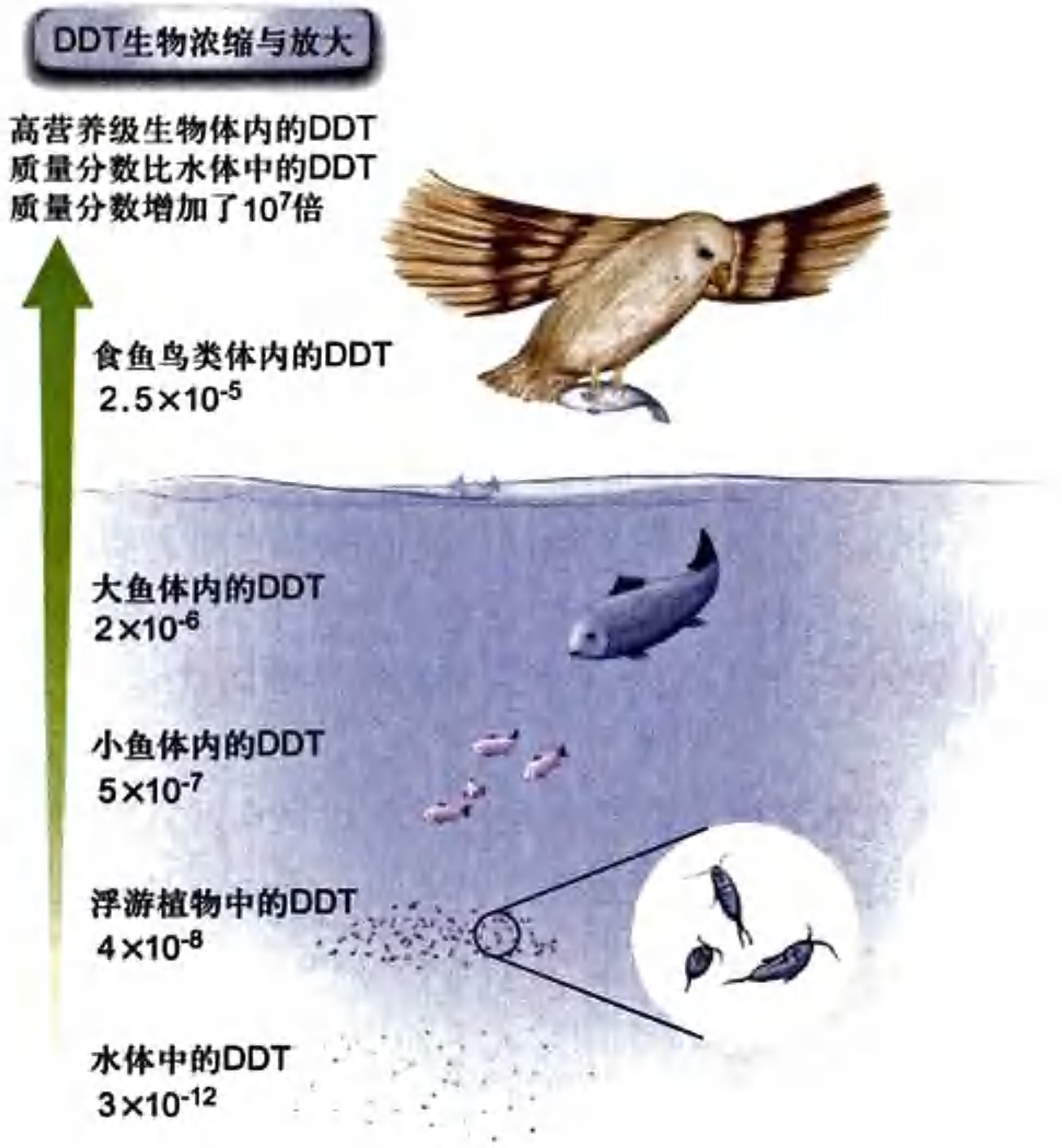


图7–7　有毒物质循环：DDT的生物浓缩与放大

形成信息网，当信息在信息网中不断被转换和传递时，就形成了信息流。

1. 生态系统中信息流的特征

生态系统中存在着信息流。生态系统信息流不仅包含着个体（物种）、种群和群落等不同水平上的信息，而且，所有生物的分类阶元及其各部分都有特殊的信息联系，从而赋予生态系统以新的特点。生物的信息传递、接受和感应特征是长期进化的结果。

生态系统中信息的种类有物理信息、化学信息、营养信息和行为信息 4 种。

（1）物理信息

以物理因素引起生物之间感应作用的一类信息，如光信息、声信息、接触信息等。光信息对植物的生长、发育、形态建成极其重要。植物的光周期现象就是光信息的一个例子。声信息如蝙蝠在夜间飞行时，发出并接收折回的超声波，帮助自己不致撞到别的物体上。接触信息指生物与环境接触而感知到的环境信息，如有些生物能感知到电的存在。

（2）化学信息

具有信息作用的化学物质很多，主要是次生代谢物，如生物碱、萜类、黄酮类、有毒氨基酸以及各种苷类、芳香族化合物等。次生代谢物在植物和食草动物之间的信息传递，表现为威慑作用、诱引作用。例如，有些植物体散发出的气味和花的颜色对昆虫或其他动物有吸引作用，鸟类和爬行动物常避开含强心苷、生物碱、单宁和某些萜类的植物。

（3）营养信息

营养信息就是在食物链中某一营养级的生物由于种种原因而变少了，另一营养级的生物就发出信号，同级生物感知这个信号就进行迁移以适应新的环境。

（4）行为信息

借助光、声及化学物质等信息传递，同类生物相遇时常表现各种有趣的行为信息传递。如草原上的鸟，当出现敌情时，雄鸟急速起飞，扇动两翅，给雌鸟发出警报。

2. 生态系统中的信息传递

生态系统中能量流和物质流需要有个体与个体之间、种群与种群之间、生物与环境之间的信息传递加以协调。表现在生物的取食、居住、社会行为、防卫和性行为等一切过程中。

（1）取食

食草动物通过眼睛感觉辨别环境中不同植物的颜色特征，从而取食它所需要的植物。在取食过程中，辨别食物的味道，然后取食所需要的食物，排除不需要的部分。食肉动物不但用眼睛辨别，同时用耳朵对声音的反应来帮助追捕猎物，取而食之。

（2）居住

动物总是栖息在最有利于生活、生存的环境中，这是经过一系列感觉器官对环境的光、温、水、气等信息反映到神经系统，经过综合分析而决定的。任何信息发生变化都可能引起生物改变其居住环境。

（3）防卫

各种生物的体形和体色都有尽量与其生存环境相一致的特性。这一特性是防卫“敌人”的一种自然保护色，也是一种信息作用。生物具有寻找与其体色相同的环境居住下来的机能，来迷惑敌人，免遭杀害，这是一种行为信息在生物保护中的作用。有的动物以其特别姿态变化来吓唬敌人而得到保护。如豪猪遭遇敌人时，将其体刺竖直，形成可怕的姿态，从而赶跑敌人；海洋生物乌贼遇到敌人时，喷出黑液赶跑敌人。蚜虫在遭天敌昆虫捕食时，蚜虫腹部后方的一对角状管立即分泌一种萜烯类挥发性物质，通知它的伙伴迅速逃脱。瓢虫被鸟类啄食时，体内分泌出强心苷，使鸟感到难以下咽而吐出，这些都是与防卫相关的信息表达。

（4）性行为

某些生物能分泌挥发性物质散发到环境中诱引异性。这种化学信息往往只有同类生物才能感触到，尤其是同类生物的异性特别敏感。鳞翅目昆虫，雌蛾在腹部或翅上的毛刷状器官有性分泌腺，可分泌性外激素（pheromone）以引诱异性，达到交配的目的（图 7-8）。



图7-8　信息传递　昆虫性外激素作为化学信息传递是某些昆虫交配行为中的一个环节。

（5）生物的群集作用

除食物、环境等因素外，许多情况下，化学信息会帮助生物的群集。

3. 信息在生产实践中的应用

（1）光信息的应用

例如，利用光信息调节和控制生物的生长发育：养鸡业在增加营养的基础上延长光照时间可以提高产蛋率。又如，利用各种昆虫的趋光特点进行诱杀：不同昆虫对各种光波长的反应不完全相同，可用不同的光来诱杀害虫；许多害虫多在夜间活动，所以夜间点灯诱杀效果好。

还可根据各种植物的光周期特性和经济器官不同，人工控制光周期达到早熟高产。例如，短光照处理菊花，使其在夏天开花供观赏。利用光照处理调节不同光周期的植物，使在同一时间开花便于进行杂交，培育优良品种。利用作物光周期不同，采取相应措施提高产量，例如，短日照作物黄麻，南种北移延长生长期，提高麻皮产量。

（2）化学信息的应用

人工合成性外激素，用于防治害虫上，效果显著。如利用性外引诱剂“迷向法”防治害虫。具体做法是，在田间释放过量的人工合成性引诱剂，使雄虫无法辨认雌虫的方位，或者使它的气味感染器变得不适应或疲劳，不再对雌虫有反应，从而干扰害虫的正常交尾活动。应用“迷向法”防治森林大害虫舞毒蛾是比较成功的。我国最近进行了“迷向法”防治棉红铃虫试验，使交配率和铃害均下降20%左右。在家畜饲养上应用性外激素调整母猪发情日期，治疗久配不孕症。此外，用性外激素鉴定猪的发情日期，提供确切指标，以便适时进行人工授精。

（3）声信息的应用

用一定频率的声波处理蔬菜、谷类作物及树木等种子，可以提高发芽率，获得增产。

三、生态系统中生物的生产力

（一）初级生产和次级生产

生物生产是生态系统重要的功能之一。生态系统不断运转，生物有机体在能量代谢过程中，将能量、物质重新组合，形成新的产品（糖类、脂肪和蛋白质等）的过程，称为生态系统的生物生产。单位面积内动物、植物等生物的总数量（kg/m^2）称为生物量（biomass），以鲜重（fresh weight, FW）或干重（dry weight, DW）表示。生物生产可分为植物生产（初级生产）和动物生产（次级生产）两大类。

1. 初级生产

生态系统中绿色植物通过光合作用，吸收和固定太阳能，由无机物合成、转化成复杂的有机物。绿色植物的这种生产过程称为初级生产（primary production），也称第一性生产。

2. 次级生产

生态系统中初级生产以外的生物生产，即消费者利用初级生产的产品进行新陈代谢，经过同化作用形成生物自身的物质，称为次级生产（secondary production），也称第二性生产。

（二）全球初级生产量概况及分布特点

地球上生物的光合作用，每年大约能生产 10^{14} t 的有机物质，这是人类赖以生存的

自然资源。对全球初级生产量及其分布的估计，许多生态学者的看法并不一致。全球各处，同一生态系统类型的初级生产量也有较大的差异。

1. 分布特点

地球上初级生产量的分布是不均匀的，其分布特点可概括为以下 3 点：

（1）陆地比水域的初级生产量大

地球表面生态系统大体可分为陆地生态系统和水域生态系统两大类型。前者约占地球表面 1/3，而初级生产量约占全球的 2/3。主要原因是占海洋面积最大的大洋区缺乏营养物质，其生产力很低，平均仅 125 g/（$m^2 \cdot a$），故称"海洋荒漠"。

（2）陆地上初级生产量有随纬度增加逐渐降低的趋势

陆地生态系统类型中，以热带雨林生产力为最高，平均为 2 200 g/（$m^2 \cdot a$），由热带常绿林、落叶林、北方针叶林、稀树草原、温带草原、寒漠依次减少。初级生产量从热带至亚热带、经温带到寒带逐渐降低。一般认为，太阳辐射趋弱、温度渐低和降水渐少是导致初级生产量随纬度增大而降低的原因。

（3）海洋中初级生产量由河口湾向大陆架和大洋区逐渐降低

河口湾由于有大陆河流的辅助输入，它们的净初级生产力平均为 1 500 g/（$m^2 \cdot a$），产量较高。但是，所占的面积不大。

2. 全球初级生产量可分为 3 个等级

① 生产量极低的区域　大部分海洋和荒漠属于这类区域。辽阔的海洋缺少营养物质，荒漠主要是缺水。

② 中等生产量区域　许多草地、沿海区域、深湖和一些农田，属于这类区域。

③ 高生产量区域　大部分湿地生态系统、河口湾、泉水、珊瑚礁、热带雨林和精耕细作的农田、冲积平原上的植物群落等属于这类区域。热带雨林仅覆盖地球 5%的面积，但生产量几乎占全球总生产量的 28%。有的水域，如河口湾、海藻床和珊瑚礁等面积虽仅占 0.4%，但其生产量达全球的 2.3%。

7-1 影响初级生产力的主要因子

（三）影响初级生产力的主要因子

影响初级生产力的主要因子有阳光、水、温度、营养元素、植物类型和污染等。

（四）生态系统的资源分解

将残株、尸体等复杂的有机物分解为简单无机物的逐步降解过程，称为分解作用。分解作用过程正好与植物光合作用过程相反，可表示成：

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{能量}$$

生态系统的能量和物质流中，植物的初级生产和资源的分解是两个主要过程。在建立和维持全球生态系统的动态平衡中，资源分解的主要作用是，通过死亡物质的分解，使营养物质再循环，给生产者提供营养物质；维持大气中 CO_2 浓度；稳定和提高土壤有机质的含量，为碎屑食物链以后各级生物生产食物；改善土壤物理性状，改造地球表面惰性物质。总之，资源分解对于维持生态系统平衡至关重要。

7-2 生态系统的资源分解

四、生态平衡及调控

（一）生态平衡——生态系统在特定时间、特定条件下的动态平衡

生态平衡（ecological equilibrium, ecological balance）指一个生态系统在特定的时间

内的状态，在这种状态下，其结构和功能相对稳定，物质与能量的输入输出接近平衡，即使有外来干扰，通过自然调节（或人为调控）也能恢复原初的稳定状态。

生态平衡概念包括两方面的含义：① 生态平衡是生态系统长期进化所形成的一种动态平衡，它是建立在各种成分结构的运动特性及其相互关系的基础上的。② 生态平衡反映了生态系统内生物与生物、生物与环境之间的相互关系所表现出来的稳态特征，一个地区的生态平衡是该生态系统结构和功能统一的体现。

（二）生态平衡的失调和破坏

如果生态系统受外界压力或冲击，生态平衡就会受影响，如这种压力或冲击的能力超过生态系统忍耐力时，可导致整个平衡的破坏，引起系统的崩溃，称为“生态平衡失调”。首先出现系统内营养结构的破坏，食物链关系消失，金字塔营养级紊乱，生物个体数骤减，生物量下降和生产力衰减，从而引起逆行演替，使结构与功能失调，系统内物质循环和能流中断，最后导致整个生态系统瓦解。生态平衡的失调所带来的后果，不仅关系到生产发展和提高人民生活，还与人类子孙后代的生存息息相关。

1. 生态平衡失调的原因

（1）生物种类成分的改变

在生态系统中引进一个新种或某个主要成分的突然消失都可能给整个生态系统造成巨大影响，如据估计，生物圈内每消失一种植物，将引起 20 ～ 30 种依赖于这种植物生存的动物随之消失。

（2）森林和植被的破坏

森林和植被是初级生产的承担者，森林、植被的破坏，不仅减少了固定太阳辐射的总能量，也必将引起异养生物的大量死亡。

（3）环境破坏

如不合理的资源利用、水土流失、气候干燥、水源枯涸、环境污染等，都会使生态系统失调，生态平衡遭到破坏。

2. 解决生态平衡失调的对策

生态平衡失调最终给人类带来不利的后果，失调越严重，人类的损失也越大。因此，时刻关注生态系统的表现，尽早发现失调的信号，及时扭转不利的情况至关重要。若能以生态学原理为指导保护生态系统，预防生态失调，则可事半功倍。

① 自觉地调和人与自然的矛盾，以协调代替对立，实行利用和保护兼顾的策略。其基本原则是：

- 收获量要小于净生产量。
- 保护生态系统自身的调节机制。
- 用养结合。
- 实施生物能源的多级利用。

② 积极提高生态系统的抗干扰能力，建设高产、稳产的人工生态系统。

③ 正确运用政府的干预和政策的调节。

第二节 人类活动对环境与生态的影响

一、人类与环境的对立统一关系

自然科学上的“环境”，其中心事物是人，“环境”就是人类生存的环境，指的是环绕于人类周围的客观事物的整体，包括大气、水、岩石、土地、气候、生物等。环境有自然环境、工程环境和社会环境之分。通常所讲的环境，主要是指自然环境。

（一）自然环境

自然环境是独立于人类之外的，在人类出现以前，它已经经历了漫长的发展过程，在不断地变化与发展。地球是太阳系的一个成员，在来自地球内部的内能和主要来自太阳辐射的外能共同作用下，通过一系列物质能量迁移转化的物理化学过程，经过很长的无生命阶段，形成了原始的地表环境，包括岩石圈、大气圈、水圈等内外部圈层，为生物的发生和发展创造了必要的条件。

生物的发生和发展则使地表的发展进入了一个质变的新阶段——生物与其环境辩证发展的新阶段，出现了物质能量迁移转化的生物过程，产生了一个新的圈层——生物圈。地球上的生命，全部局限在生物圈那一薄层内，生物圈的上限可达 15 ～ 20 km 高空，下限为海洋 10 km 深处。但绝大部分生物通常生存于地球陆地上和海面之下各约 100 m 厚的范围内。生物圈为人类的发生和发展提供了条件。而人类的诞生，又使地表环境的发展进入了一个在人类的参与下发展的新阶段——人类与环境辩证发展的新阶段。

人类不像动物那样只是以自己的存在来影响环境，用自己的身体适应环境，而是以自己的活动来改造环境，把自然环境转变为人的生存环境。人类活动对环境的影响远远超过其他生物对环境的影响，从而给自然界打上了人类活动的烙印，于是相应地在地球表面又产生了一个新的圈层——智能圈（noosphere）或技术圈（technosphere）。

人类赖以生存的环境，既不是单纯地由自然因素构成，也不是单纯地由社会因素构成。它凝聚着自然因素和社会因素的交互作用，体现着人类利用和改造自然的性质和水平，影响着人类的生产和生活，关系着人类的健康和生存。

（二）人类与环境的相互作用

自然环境为人类提供了丰富多彩的物质基础和活动舞台。人类在诞生以后很长的岁月里，只是自然食物的采集者和捕食者，由于人口数量较少，分布较稀，人类从环境中得到的物质与能量较少，相应地，人类的生活活动以及生理代谢过程，向环境排放的废物也较少，远远小于环境的自净能力，尚未对环境造成污染。那时的所谓“环境问题”，主要是人口增长、滥采滥捕所造成的食物匮乏和冻馁。为了人类生存，人类被迫吃一切能吃的东西，力求适应环境。

随着人类学会驯化植物和动物，逐渐出现种植业和畜牧业。人类的生产活动和消费活动领域扩大，人类改造环境的作用越来越明显，人类对环境的影响越来越大。这时候人类向环境索取的物质与能量快速增加，排放废物日益增多，人类与环境之间的平衡渐显失调。环境也开始报复人类，惩罚人类，从而产生环境问题，比较严重的如大量砍伐森林、破坏草原，引起水土流失、水旱灾害和沙漠化。

现代化工业的出现，是人类与环境关系史上巨大的变革，工业生产把大量深埋于地下的矿物资源开采出来，投入到环境之中，许多工业产品的生产消费过程中所排放的“三废”大都是环境和人类所不熟悉，难以降解、同化和忍受的。因而，现代化工业所造成的环境问题以环境污染为主，其规模之大，影响之深，是前所未有的。今天，地球上已很难找到一块未被污染的洁净“绿洲”。环境污染已成为全球性的问题。

总之，人类与环境的关系主要是通过人类的生产和消费活动而表现出来的，人类的生产和消费活动也就是人类与环境之间的物质、能量和信息的交换活动，人类通过生产活动从环境中以资源的形式获得物质、能量和信息，然后通过消费活动再以“三废”的形式排向环境。因此，无论是人类的生产活动，还是消费活动，无不受环境的影响，也无不影响着环境。

二、人类活动对环境的影响

（一）污染了的大气

大气中除含有各种气体元素外，还有水滴、冰晶、尘埃、花粉等液相和固相杂质。大气中除去水汽和杂质的空气称为干洁空气，它的主要成分有氮，其体积占 78.09%；氧，占 20.95%；氩，占 0.9%，三者共计约占空气总量的 99.9%，其他各种气体含量合计不到 0.1%。大气污染是指大气中一切物质的含量远远超过正常本底含量，能对人体、动物、植物和其他物体产生不良影响的大气状况。

自然原因造成大气污染包括：森林火灾产生的烟尘，火山喷发带来的火山灰、二氧化碳，干燥地区因风而引起的沙尘暴等。人类活动所引起的大气污染，从污染源出发，主要可归纳为 3 个方面：工业企业排气、家庭炉灶与取暖设备排气和汽车排气。

据统计世界每年排入大气中的有毒气体达 6.14×10^8 t。在排放的废气中，排放量最大的主要来自燃料的燃烧。煤，实际使用的煤炭，均不是纯碳物质，而是复杂的含碳、氧、硫、氮的有机化合物，并含有金属元素。它们燃烧释放出许多化合物，如一氧化碳、硫氧化物、氮氧化物、碳氢化物、烟尘、金属及其氧化物。这些都是有害物质。1 t 煤中有 5 ～ 50 kg 的硫，这些硫在燃烧时将变成两倍于硫质量的二氧化硫进入大气；同时，每烧 1 t 煤矿还排放 9 ～ 11 kg 粉尘，25 ～ 30 kg 烟尘。全世界煤炭的产量已超过 4×10^9 t，二氧化硫和烟尘不断产生，可以想象，空气的污染多么严重。

石油，被人们称为“工业的血液”，它的大规模开采晚于煤炭，但石油在现代工业生产和生活中的用途已超过煤炭。人类把石油加工成煤油、汽油和柴油，作为交通工具如汽车、飞机、轮船的能源；作为火力发电的燃料。同时，人们还把石油中多种多样的碳氢化合物加工转变成化学工业的重要原料，制造五花八门的有机化合物。不论是石油燃料的应用或是化学品合成的应用，都给环境带来了严重的污染，例如，汽车给大城市带来了公害。

1951 年，加利福尼亚大学施密特（H. Smit）博士提出光化学烟雾（photochemical smog）的理论。他认为，汽车排放尾气中的氮氧化物和碳氢化物，在强太阳光作用下，发生光化学反应，形成城市天空弥漫着的白色烟雾，使大气能见度降低，并具有特殊气味，刺激眼睛和喉黏膜，使许多人眼痛、头疼、呼吸困难，其中 O_3 可使橡胶制品开裂，使植物叶片变黄甚至枯萎。烟雾一般发生在相对湿度较低的晴天，高峰出现在中午或刚过中午，夜间消失。

酸雨：从天空落下的雨滴原应是中性的，它浇灌土壤，滋润庄稼，是地表淡水的主要来源。据美国实测资料，1930 年的雨水还没有显示酸性，1939 年一次暴雨记录到的 pH 就为 5.9。二次世界大战后，北欧和美国东北部许多地区雨、雪的酸性大大增强，pH 低于 3 ～ 4，在日本也存在着同样的发展趋势。

pH 小于 5.6 的雨雪或其他形式的大气降水，称酸雨（acid rain）。酸雨主要是通过矿石燃料的燃烧，由人为排放 SO_2 或氮氧化物 NO_x 在大气中遇水汽转化为硫酸或硝酸而形成的。从全球看，每年排入大气的 SO_2 高达 1.47×10^8 t，其中 70%来自煤的燃烧。我国每年 SO_2 排放量约 1.5×10^7 t，平均 1.6 t/km^2，已超过全球的平均负荷 1 t/km^2。酸雨被称为空中的“死神”，它使土壤、河湖酸化，动植物受害、鱼类死亡，使农作物大幅度减产，土壤成分被溶解流出；森林生产力下降（图 7-9）；建筑物被腐蚀，地下水被污染。如挪威和瑞典 2 300 个湖泊中，因酸雨而无鱼的占 1/6；加拿大约有 53 个湖泊全部无鱼，被称为“水沙漠”。我国南方降雨中，约有 44.5%的降雨为酸雨。全球范围酸雨的影响日益加剧，酸雨的酸度在上升，酸雨影响的地区土壤酸度在增加。



图7-9　酸雨造成死亡之林

（二）污染了的水体

水体（water body）指的是以相对稳定的陆地为边界的天然和人工水域，包括江河、湖泊、塘堰、水库、沟渠、沼泽与海洋等，是地表水圈的重要组成部分。在水体中，天然水的化学成分是多种多样的。在评价水污染时，要考虑水体的自然净化能力，不能只根据水中某种成分的存在与否和含量多少而定。进入水体污染物，其含量超过了水体的自然净化能力，使水质变坏，水的用途受到影响，这种情况就称为水体污染（water body polution）（图 7-10）。

长期以来，江河湖海常被人们用作排污场所，生活污水、工业废水、农业废水源源不断地被排入各种水体中，水体成了人类名副其实的“垃圾桶”，一旦桶盖被揭开，奔涌而出的是一场场灾难。



图7-10 河道——垃圾场

水体富营养化：富营养化（eutrophication）是因生物营养物质过多积蓄而引起的一种水质污染形式。N、P元素是造成水体富营养化的主要元素。当水体总磷量超过20 ng/L，无机质超过300 ng/L时，就认为水体处于富营养化状态。城市生活污水是植物营养物质的重要来源，每人每天排到生活污水中的氮约为50 g，近年来广泛使用含磷洗涤剂，使生活污水中磷的含量增加。农业废弃物（植物秸秆、牲畜便等）是水体中氮化合物的主要来源之一。据国外报道，一个养400头牛的机械化养牛场每天可产生14 t固体废物和4.5 t液体废物；一个10万只鸡机械化养鸡场每天可产生5 t废物，所有这些废物含有丰富的植物营养物氮和磷。

在自然情况下，由于雨、雪对大气的淋洗和径流对地表物质的淋溶和冲刷，也有一定数量的植物营养物质汇入水体中。化肥工业是农业获得高产的保证，但是施入农田的化肥只有一部分为农作物所吸收。以氮肥为例，未被植物吸收利用的在一般情况下超过50%，在个别情况下甚至超过80%。这样多未被植物利用的氮化合物，绝大部分被农田排水和地表径流携至地下水与地表水中，促成天然水体植物营养元素的富集。

随着水体中的植物营养物含量的增加，将导致水生植物（主要是各种藻类）大量繁殖，藻类占据越来越大的水域空间，鱼类生活空间越来越小。进而，藻类的种类逐渐减少，而个体数迅速增加，并由以硅藻和绿藻为主转为以蓝藻为主。蓝藻中有不少种含有胶质膜，不是鱼类的良好食料，有些种甚至有毒性。尤其是，藻类过度旺盛的繁殖生长，造成水中溶解氧急剧减少，能在一定时间内使水体处于严重缺氧状态，特别严重时，鱼类将大量死亡。我国昆明滇池和江苏太湖都先后遭遇过“蓝藻爆发”。

总之，富营养化使水质恶化，破坏水域的生态平衡，并且加速湖泊等水域的衰亡过程。

“百川归大海”，遭到污染、富营养化的江河湖水奔泻入海，在水流平稳的内海或海湾，由于营养元素的积累，海洋浮游生物过度繁殖，并聚集在水面或呈块状、或呈带状等各种形态漂浮着，在阳光照射下，显得五光十色，但以红色为主，通常把这种现象称为“赤潮”（red tide）（图7-11）。

发生赤潮时，大量繁殖的赤潮生物覆盖水面，增加对阳光的吸收和散射作用，降



图7-11　赤潮

低水体的透光能力，阻碍海洋植物的光合作用，影响它们对营养元素的吸收和生命代谢过程，减少水中的溶解氧甚至产生无氧层。某些藻类还分泌大量毒素，结果是使鱼类等海洋生物大量死亡，造成渔业水产养殖业的惨重损失。

日本的濑户内海，我国南海的湛江港、香港，我国东海海域，美国的墨西哥湾以及大西洋沿岸都发生过“赤潮”。近年来，我国对“赤潮”的研究发展较快，已取得可喜的成绩。

（三）土地在呼救

地球陆地面积共 1.48×10^8 km²，其中约 1.4×10^7 km² 被冰雪覆盖，人类可以利用的土地大约只有 1.34×10^8 km²。在这一面积中，被耕种的土地约占 10.8%，草地放牧地约占 22.3%。人类的前途与命运同耕地的多少和质量密切相关，它不但是农业发展的基础，而且是人类文明本身的基础。

土地所承受的压力来自人口的增长，主要通过 4 个方面表现出来。

首先，人均耕地面积迅速减少。据联合国的统计资料表明，1975 年世界人均耕地 0.31 km²，到 2000 年下降到 0.15 km²。人口增长还造成城市膨胀，建筑物增加，这也要损失大量土地。仅人类居住一项，因城市的发展，世界每年要失去 1.4×10^5 km² 的耕地、6×10^4 km² 的牧场、1.8×10^5 km² 的森林。

其次，水土流失严重。水土流失是一种面积广、数量大而又无声无息的危机。由于森林和植被破坏，使表土裸露和缺乏吸附源，并随雨水、雪水冲刷而流失。在通常情况下，每公顷土地每年大约形成 3.75 t 表层土，而据美国测定，每公顷土地每年要损失 30 t 的表层土，损失量与形成量为 8∶1。目前，全世界的农耕地每年净流失表土约 2.3×10^{10} t，流失的进程还在加快。

水土流失的直接后果，一方面使耕地土壤变薄，土壤有机质和养分大量损失，造成肥力和土地生产力下降，使农作物减产；另一方面，侵蚀的表土被冲入河流、湖泊、水库，会堵塞河道、港口，减少水库容量，增加洪水危害。在山区，水土流失还会导致滑坡灾害的发生（图 7-12）。

第三是土地沙漠化。人类不合理的开发活动破坏了植被，打破了原有的生态平衡，



图7-12 我国南方红壤地带土壤侵蚀

使原来非沙漠的地区出现风沙活动，形成“人造沙漠”。沙漠化的进程如下：

过度地放牧与垦殖 ⟶ 植物减少 ⟶ 水分缺乏 ⟶ 强烈的风蚀 ⟶ 沙漠扩展

目前，全世界每年由于沙漠化而丧失 6×10^6 km^2 土地，世界沙漠化面积几乎占据世界陆地的 1/3，平均每分钟有 10 km^2 土地变成沙漠。非洲撒哈拉沙漠不断向南扩展，直接威胁着人称“阿拉伯世界谷仓”苏丹国的生存。印度的塔尔沙漠每年以 0.8 km 的速度向外扩展，每年吞没土地 1.3×10^4 km^2。

· 热点浅说 ·

日益变小的绿肺

森林具有净化空气、调节大气成分、涵养水源、保持水土、防风固沙等作用，是环境的重要组成因素，人们形象地称森林为“大自然的总调度室”，并将它比喻为人类的肺。人类的生存离不开一片片郁郁葱葱的“绿肺”。不幸的是，人类的活动不断地破坏森林，特别是对热带雨林的破坏。

由于人类的活动，地球上地带性的原始森林、温带阔叶林已几乎被破坏殆尽，只剩下亚寒带针叶林和热带雨林。在地球生物的进化中，热带雨林是物种最多、保持时间最长的场所，任何其他陆地环境中都没有这么多的动物和植物物种。有些树种非常名贵，如红木、花梨木是制作高档家具的材料，热带雨林中还有多种野生水果，如西番莲果、鳄梨等。正因为热带雨林是一种宝贵的可再生资源，它遭到无情的开发，有政府组织，也有私人偷伐。由于雨林中交通不便，被砍伐的雨林通常分布在公路两侧，但开发不当，热带雨林就不能自行恢复。由于扩大轮种范围，随意移民定居，开辟农场，乱砍滥伐和土著居民放火烧荒，使热带雨林正在迅速缩小，据估计，热带雨林正以每年 1.1×10^5 km^2 的速度减少，按照这个速度，热带雨林将在十年内全部消失。

亚马逊河流域和东南亚的热带雨林已经严重减少，以致当地居民和农民经常遭受洪水和干旱的双重灾害。农业的新品种——高产水稻因缺水无法高产。同时，由于森林的毁灭，一部分没有记载或尚未发现的植物和动物也必然消失。据估计，世界上一半的陆地物种只生长在热带雨林中。它们是地球上宝贵的基因库。它们的消亡是人类难以挽回的损失。

最后是土壤污染。土壤是环境的重要组成要素，是人类最基本的生产资料。不幸的是，土壤历来被当作人们生活垃圾、工矿业废渣等物质堆积、填塞、散布的场所，使许多有机质和无机毒物进入土壤。主要途径包括，用城市生活污水和工矿企业废水直接灌溉田地；城市中，特别是大型工矿企业所排放的气体污染物（如烟尘、SO_2、NO_2 等）受重力作用，或随雨、雪落于地表渗入土壤之内；农业生产所施用的化肥、农药等人工化学物质……这些人类活动都使土壤受到污染。污染物在土壤中不断累积引起土壤的组成、结构和功能的变化，从而影响植物的正常生长和发育，使农作物产量和质量下降，最终影响人体健康。

（四）臭氧空洞和温室效应

1. 臭氧空洞

臭氧是氧气的同素异形体，由 3 个氧原子结合在一起形成，是氧气的一种不稳定的形式。气体臭氧呈蓝色，有特殊的腥臭味。臭氧很活泼，它能同很多物质发生反应，自己被还原成普通的氧分子。臭氧在大气层中体积只占 1/1 000 000，最多不超过 1/100 000。大气平流层中有一个臭氧含量较高的气层，称为臭氧层，它能阻止太阳光中过多的紫外线到达地球，有效地保护了地球生物的生存。

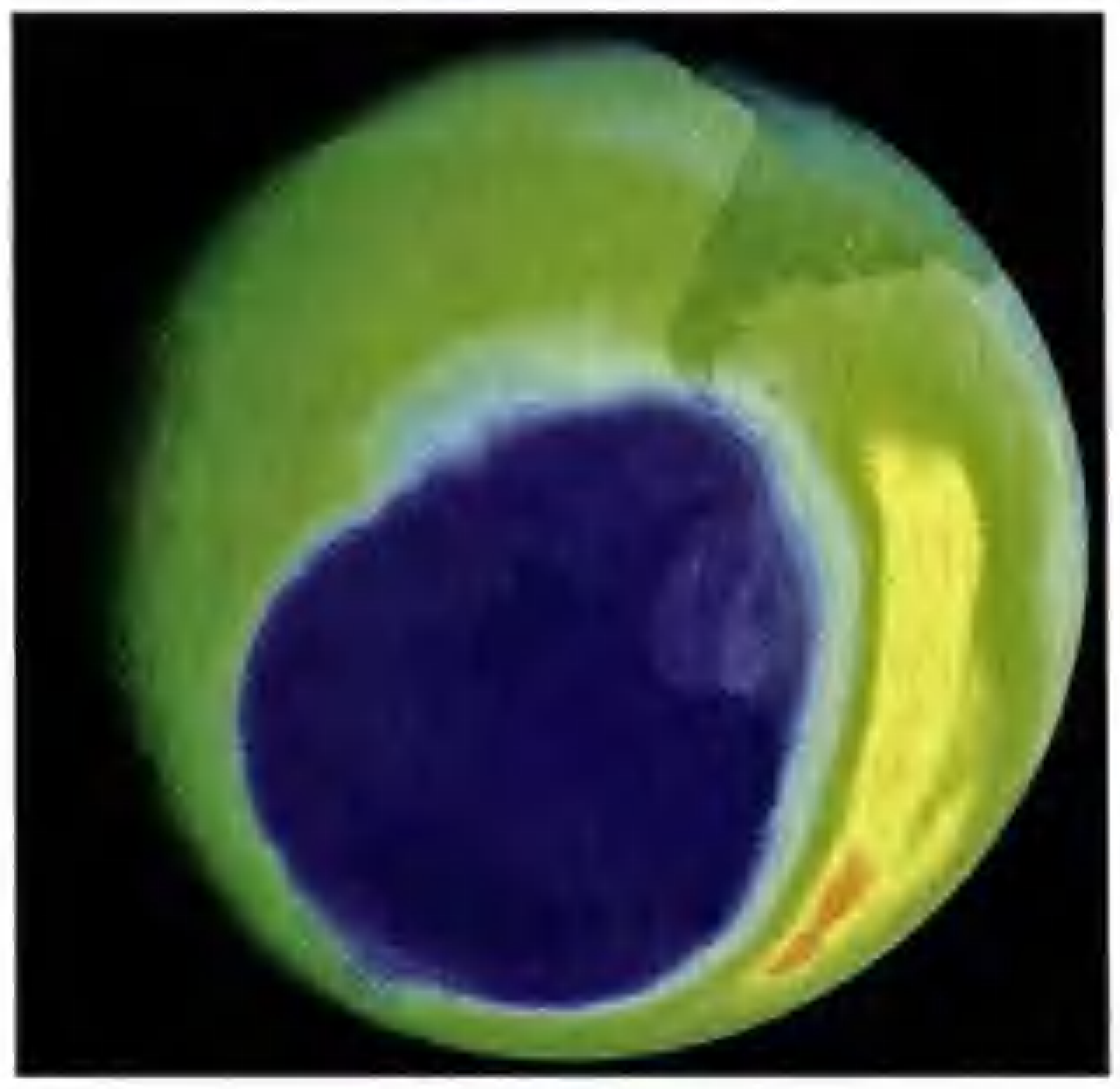


图7-13　位于南极上空的臭氧空洞

人类的活动正在严重干扰和破坏大气层中臭氧层的自然平衡。20 世纪 70 年代人们发现臭氧层中的臭氧正在减少，由此造成皮肤癌发病率增高。1985 年，英国的南极考察人员首次报道了南极上空存在"臭氧空洞"（ozone hole）（图 7-13）。

能同臭氧发生反应或能影响臭氧层自然平衡的化学反应物大约有 1 万种，包括工业废气、飞机废气、氮肥的分解物（如氧化氮）以及各类化合物生产中的释放物。这些物质进入平流层，被紫外线照射后变成破坏臭氧的催化剂，其中以氟氯烃、卤代烃类化合物等效果最甚。

臭氧层遭到破坏，就等于在屋顶上开了一个天窗，大量的紫外线将无情地照射进来，严重损害动植物的基本结构，降低海洋生物的繁殖能力，扰乱昆虫的交配习惯，并可使气候和生态环境发生异变，特别是对人类的健康造成重大损害。大剂量的紫外线照射会导致皮肤癌的发生。美国的一个科学小组推断，臭氧密度只要减少 5%，北美洲地区每年就要增加 8 000 个皮肤癌患者。

2. 温室效应

7-3　全球气候变暖和联合国气候变化框架公约

一般说来，进入空气中的二氧化碳一部分溶解在水汽中，以碳酸氢根离子的形式贮存起来，还有一部分二氧化碳被绿色植物的光合作用消耗。随着工业社会发展，人类毫无节制地大量燃烧化石燃料，大肆砍伐森林，大气中二氧化碳的含量迅速增加，超过了海洋溶解吸收和绿色植物光合作用的利用能力。"多余"的二氧化碳在空气中积累起来。大气中二氧化碳增多，使地表吸收的辐射热散发不出去，这就是温室效应（green house effects）（图 7-14）。

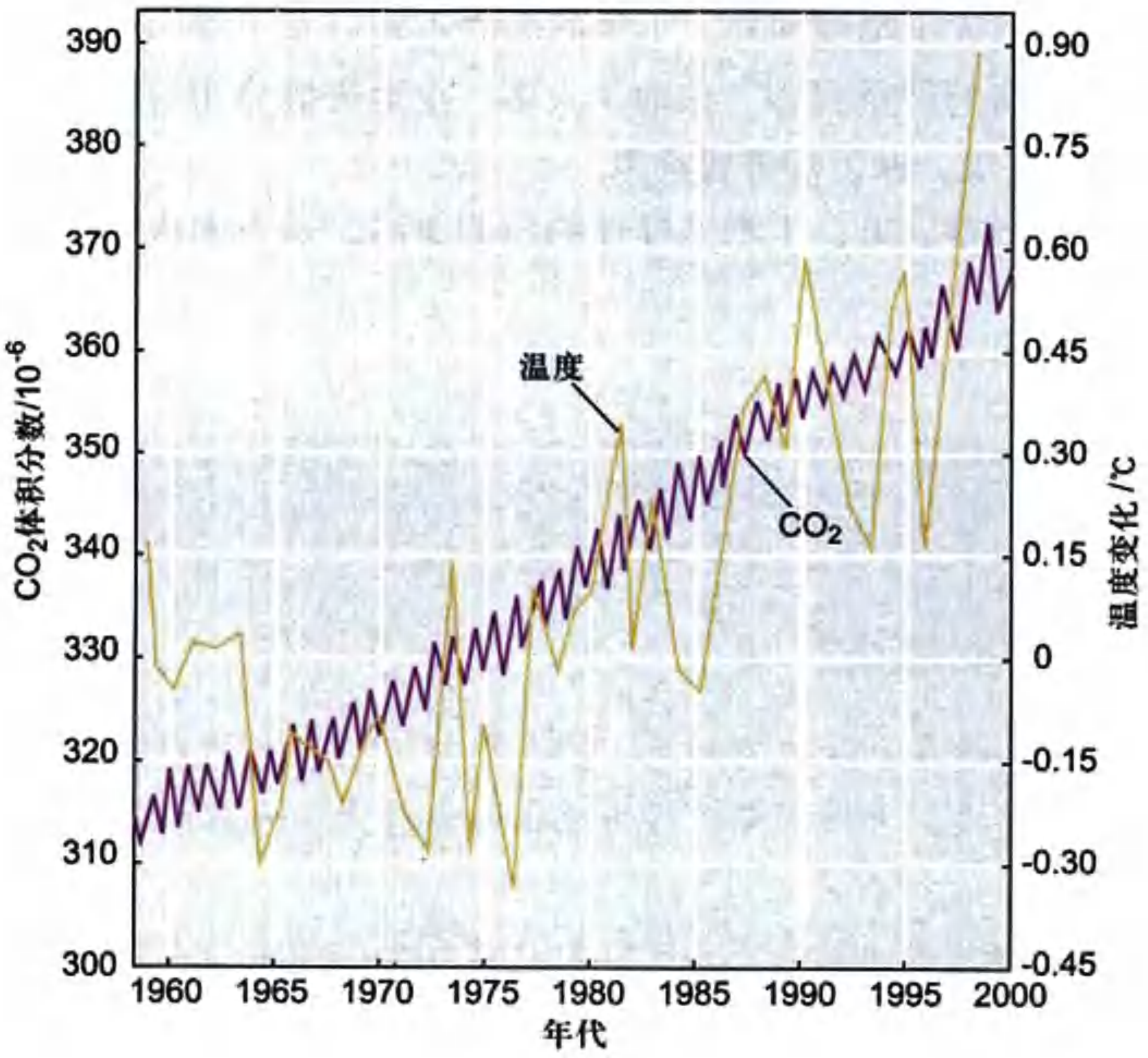


图7-14　温室效应

大气温度上升将导致一系列自然事件的爆发，并直接影响到人类的社会生活，如果两极地区气温增加 5 ～ 10℃，最终将导致北美格陵兰与南极冰盖的融化，加上其他高山冰川的消融，全球的海平面将逐步升高。海平面的上升，对于世界各大河流入海处三角地带的经济和社会生活将带来灾难性的冲击和影响。

7-4　全球生态系统中的碳循环和海平面上升

二氧化碳引起的温度升高在全球各地并不是统一的。如果全球大气平均温度升高 2℃，则赤道地区至多上升 1.5℃左右，但在高纬度和极地地区，竟能上升 6℃以上，高低纬度地区之间的温差将大大减少，从而使全球大气环流，尤其是经向环流的形势发生变化。在北半球，冷空气南下与暖空气北上的势力都将减弱，而受影响最大的则是中纬度地区，冬季不冷，夏季干旱，将是未来中纬度地区气候的主流，气温的上升会使我国青藏高原及其他一些地区的公路路基下面的冻土层发生不均匀的解冻，使路面下陷、滑溜或崩落，从而造成公路运输瘫痪。

三、人类活动对生态系统的影响

自进入工业社会以来，人类活动对生态平衡的破坏愈益加剧。造成自然界生态平衡失调的原因包括自然因素和人为原因。自然的因素包括各种各样的天灾，像地震、海啸等。但有些自然灾害却又与人类的活动密切相关，例如，沙尘暴、干旱、洪涝、泥石流、盐碱化等，就与人类过度砍伐森林、破坏植被、不合理的灌溉等密切相关。

由生态平衡失调过程带来的一个严重后果是土地资源退化，包括土壤侵蚀、土地退化和耕地缩小。

土壤侵蚀：土壤侵蚀的原因，除气候变化因素外，主要是不合理的人为活动造成。这些人类活动主要可归纳为“六滥”，即滥垦、滥伐、滥牧、滥采、滥用水资源及滥猎，且通常是数种因素同时加成作用。其结果是，在干旱地区土壤侵蚀表现为沙漠化，在湿润地区表现为水土流失，在农作区不合理灌溉则造成土地盐碱化。

土地退化和耕地缩小：除了上述土壤侵蚀外，土地的非农占用以及土壤污染所致耕地缩小，已经成了一个不可忽略的严重问题。在地少人多、土地资源分布很不均衡的中国，必须严格执行国家法律法规，保护好耕地资源。

生态平衡失调带来的另一个严重后果，生物多样性的急剧衰减，这方面内容参见本书第六章第五节。

· 热点浅说 ·

环境公害事件举例

以下列出的事件，只是冰山一角；因媒体的公布，世界公众广为知晓，使人们对环境问题的严重性和极大的危害性引起警觉。令人担忧的是，问题远未解决，全世界环境污染范围越来越大，危害越来越严重。

马斯河谷烟雾事件——发生于 1930 年比利时的马斯河谷工业区，由于二氧化硫和粉尘污染对人体造成综合影响，一周内有近 60 人死亡，数千人患呼吸系统疾病。

洛杉矶光化学烟雾事件——发生于 1943 年美国洛杉矶，当时该市的 200 多万辆汽车在排放大量的汽车尾气，在紫外线照射下产生光化学烟雾，大量居民出现眼睛红肿、流泪、喉痛等症状，死亡率大大增加。

多诺拉烟雾事件——发生于 1948 年美国宾夕法尼亚州的多诺拉镇，因炼锌厂、钢铁厂、硫酸厂排放的二氧化硫及氧化物和粉尘造成大气严重污染，使 5 900 多位居民患病。事件发生的第一天有 17 人死亡。

伦敦烟雾事件——发生于 1952 年英国伦敦，由于冬季燃煤排放的烟尘和二氧化硫在浓雾中积聚不散，头两个星期死亡 4 000 人，以后的两个月内又有 8 000 多人死亡。

水俣病事件——发生于 1953—1956 年日本熊本县水俣市，因石油化工厂排放含汞废水，人们食用了被汞污染和富集了甲基汞的鱼、虾、贝类等水生生物，造成大量居民中枢神经中毒，死亡率达 38%，汞中毒者达 283 人，其中 60 多人死亡。

四日市哮喘病事件——发生于 1961 年前后的日本四日市，由于石油化工和工业燃烧重油排放的废气严重污染大气，引起居民呼吸道病征剧增，尤其是使哮喘病的发病率大大提高，50 岁以上的老人发病率约为 8%，死亡 10 多人。

富山痛痛病事件——发生在 1955—1972 年期间日本富山县神通川流域，因锌、铅冶炼厂等排放的含镉废水污染了河水和稻米，居民食用后而中毒，1972 年患病者达 258 人，死亡 128 人。

爱知米糠油事件——发生于 1968 年日本北九州市、爱知县一带，因食用油厂在生产米糠油时，使用多氯联苯作脱臭工艺中的热载体，这种毒物混入米糠油中被人食用后中毒，患病者超过 10 000 人，16 人死亡。

博帕尔毒气事件——发生于 1984 年印度中央邦博帕尔市，由于设在该市的美国联合碳化物公司农药厂的储罐爆裂，大量剧毒物甲基异氰酸酯外泄，造成至少 2 500 人死亡，十几万人受伤的惨剧。

切尔诺贝利核污染事件——发生于 1986 年前苏联基辅地区的切尔诺贝利核电站，由于反应堆爆炸，大量放射性物质外泄，上万人受到辐射伤害，直接死亡 31 人，13 万居民被迫疏散，污染范围波及邻国，核尘埃遍布欧洲。

第三节 改变观念，采取行动，保护生态与环境

一、保护生态与环境从改变观念起步

长期以来，许多人错误地以为人类在生物圈中是为所欲为的主宰者，尤其在人类具有了高度发达的智力和操作能力之后，更可以不顾自然规律，用科技去“改造自然”。还有许多人错误地以为，小量局部的污染和破坏关系不大，看不到环境问题的造成是全球积累的结果。

生态与环境问题的日趋严重，首先是观念和认识问题，是由于人们对生态与环境的无知，甚至错误观念流行的结果。保护生态与环境，要从改变观念起始。

- 人类是地球生态系统的一员，并且依靠生态系统来维持生存。人类必须使智能导向道德与伦理的责任，促使人类要求自己，在人类活动和自然生态系统之间求得平衡，以维持共存、共容的关系，这样人类才能永续地生存，否则人类将走向自取灭亡之路。
- “我们只有一个地球，也只有一个中国”。我们已无退路了，只有好好经营这个地方，努力做好环境保护及自然保育的工作，以留给后代一个干净舒适的环境，一块能让子孙永续生存、安居乐业的地方。
- 坚持可持续发展的理念。真正认识到，不认真协调资源和环境问题，不保护生态平衡，便不可能有经济发展，也谈不上人民生活水平的提高。

二、保护生态与环境需要不懈的协调的努力

保护生态与环境绝非一时一地权宜之计，而是需要整个国家、整个世界长期不懈的努力。

1. 控制人口数量，提高人口素质

这是协调人类与环境关系的首要问题。人类自身的生产受经济发展水平和环境承载量的限制，劳动力过剩或不足，都会影响生产和生活水平的提高。当前人口与环境的主要矛盾是：人口增长过快，超过环境承载量，生态系统失去平衡，导致恶性循环。控制人口增长是为了适应经济发展，保护环境和提高人民生活水平。

解决人类与环境的矛盾，主要是靠发展生产力。人是生产力中最活跃的因素。人类素质（包括文化、科学技术和思想认识水平等）的提高，对合理利用和改进自然、保护环境都能起到积极作用。

2. 深入研究，掌握规律

人类对生态平衡与环境保护的理解，比50年前已大有进步，但是，整体来讲，还处在起始阶段。生态系统的运作，环境因素的变化，许多方面，人们还不知晓。显然，深入研究掌握规律，才能拿出正确的对策。

3. 制定并严格执行法律法规

在严格执法的基础上，鼓励各方面的积极性，参与到保护生态与环境的工作中来。

4. 参加国际协作

人口、资源和环境问题，是当代世界各国共同关心的问题；大气、海洋、生物圈是全体人类共同赖以生存的环境。研究和解决这些环境问题需要国际协作。

7-5 重要的国际性生态研究计划

· 热点浅说 ·

《人类环境宣言》、“世界环境日”和《地球宪章》

一、《人类环境宣言》

1972年6月5日至6月16日，联合国在瑞典首都斯德哥尔摩召开了人类环境会议，讨论当代世界环境问题，探讨保护全球环境的战略。这是人类历史上第一次在全世界范围内研究保护人类环境的会议。这次会议提出了环境保护口号：“只有一个地球”，并发表《联合国人类环境会议宣言》。会议最后还建议联合国大会将这次大会的开幕日6月5日作为世界环境日。《联合国人类环境会议宣言》简称《人类环境宣言》，也叫《斯德哥尔摩宣言》。宣言郑重宣布联合国人类环境会议提出和总结的7个共同观点和26项共同原则。7个共同的观点是：

1. 人是环境的产物，也是环境的塑造者。由于当代科学技术突飞猛进的发展，人类已具有空前规模的改变环境的能力。

2. 保护和改善人类环境，关系到各国人民的福利和经济发展，是人民的迫切愿望，是各国政府的责任。

3. 人类改变环境的能力，如妥善地加以运用，可为人民带来福利；如运用不当，会造成不可估量的损害。地球上已出现许多日益加剧危害环境的迹象，在人为环境，特别是生活、工作环境中，已出现了有害人体健康的重大缺陷。

4. 在发展中国家，首先要致力于发展，同时也必须保护和改善环境。在工业发达国家，环境问题是由工业和技术发展产生的。

5. 人口的自然增长不断引起环境问题，要采取适当的方针和措施进行解决。

6. 当今历史阶段要求人们在计划行动时，更加谨慎地顾及将给环境带来的后果。为了在自然界获得自由，人类必须运用知识同自然取得协调，以便建设更良好的环境。

7. 为达到这个环境目标，要求每个公民、团体、机关、企业都负起责任，共同创造未来的世界环境。各国中央和地方政府对大规模的环境政策和行动负有特别重大的责任。

二、“世界环境日”

在1972年10月召开的第27届联合国大会上通过了这一建议，规定每年的6月5日为“世界环境日”。

世界环境日是全世界环保工作者思考和解决环境问题的重要节日，也是向世界人民宣传环境保护重要性的宣传日，又是联合国人类环境会议和发布《人类环境宣言》的纪念日。第27届联合国大会要求，每年的6月5日或6月5日前后，联合国系统和各国政府都要开展各种形式的活动，强调环境保护的重要性。每年的世界环境日都有一个明确的主题。

三、《地球宪章》

1992年6月3日，为纪念斯德哥尔摩第一次人类环境大会召开20周年，联合国在巴西的“里约中心”组织召开联合国环境与发展大会，又称“地球会议”。180多个国家和地区的代表出席了会议，100多位国家元首或政府首脑在大会上发言。

这次大会是继1972年瑞典斯德哥尔摩举行的联合国人类环境大会之后，规模最大、级别最高的一次国际会议。本届大会的会徽是一只巨手托着插着一支鲜嫩树枝的地球，告诉人们：“地球在我们手里。”这次大会的宗旨是回顾第一次环境大会召开后20余年来全球环境保护的历程，协调合作，防止环境污染

和生态恶化，为保护人类生存环境而共同作出努力。会议通过关于环境与发展的《里约热内卢宣言》（又称《地球宪章》）和《21世纪议程》，154个国家和地区签署了《气候变化框架公约》，148个国家和地区签署了《保护生物多样性公约》。大会还通过了有关森林保护的非法律性文件《关于森林问题的政府声明》。

《地球宪章》指出：和平、发展和保护环境是互相依存、不可分割的，世界各国应在环境与发展领域加强国际合作，为建立一种新的、公平的全球伙伴关系而努力。

7-6 世界环境日的主题

思考题

1. 生态学是一门研究什么问题的科学？
2. 什么叫生态因子？
3. 生态系统有哪些基本特征？
4. 什么是食物链？
5. 简述生态系统中能量流动的"十分之一定律"及其意义。
6. 从碳、氮、磷等元素的循环特点看人类活动对全球变化的作用。
7. 造成生态平衡失调的原因包括哪些？
8. 如何正确认识人类与环境的关系？
9. 人类社会如何应对日益恶化的环境问题？

推荐阅读材料

孙儒泳，等．基础生态学[M]. 北京：高等教育出版社，2002.

蔡晓明．生态系统生态学[M]. 北京：科学出版社，2000.

Molles M C. Ecology: Concepts and Application [M]. 2nd ed. New York: McGraw-Hill Companies, Inc,2002.

[illegible]

第八章 生命科学成为技术创新的源泉

第一节 生物技术——21 世纪的高新科技与支柱产业

一、生物技术的发展历程

从蒸汽机到发电机，近代工业明确地以物理学和数学作为必要基础已有近 200 年历史。化学与工程技术的联姻，产生化学工业，曾以 1806 年硫酸连续生产工业的确定为标志，也已有 250 年的历史。唯独作为自然科学的生物学，长期与农学、医学关系十分密切，然而与工程技术却毫不相干。应用微生物来酿造、制酱虽已有几千年历史，但是长时间处在家庭作坊规模，与近代工程企业相距甚远。实际上，生物学和工程技术这两个貌似毫不相干科学门类的相互渗透，确实是在慢慢地进行着。先是作为食品工业延伸的乙醇、乳酸、柠檬酸微生物发酵生产，然后是以青霉素为起点的抗生素工业的兴起。另一方面，人们也在不断地从工程技术的视角来研究生命，研究生物体的构造，例如骨骼和蛋壳；研究生物体的功能，例如视觉的功能；研究组成生物体的材料，甚至研究血液循环中的流体力学；研究心脏和大脑活动中发出的电磁波信号；由此衍生出仿生学和医学工程及医疗仪器。

生命科学与工程技术的结合，产生真正具有全局意义、具有震撼力量的发展，却开始于 20 世纪的最后 1/4 时间里。1953 年沃森和克里克的 DNA 双螺旋模型的发表，标志着生命的核心秘密——遗传——已被揭开，标志着分子生物学时代的到来。既然已确认基因就是一段 DNA 序列，那么逻辑性的下一个目标应该可以提出：能否通过一个基因（一段 DNA 序列）的转移，使生物体获得新的性状。1973 年第一例 DNA 重组技术成功，抗药基因重组进入菌体细胞，使大肠杆菌获得了抗药性。以后的发展像雪崩一样迅猛。不到 5 年，一种具有明显医药实用价值的蛋白质——胰岛素在大肠杆菌中表达成功，1997 年第一只克隆羊在英国罗斯林研究所诞生。另一方面，配合着生物技术的发展，DNA 重组技术规则出台，以 Genetech 公司为代表的一批基因工程公司问世，第一例工程菌被裁定获得专利，这些都说明一个崭新的生物高科技产业门类正在迅猛发展。

国际合作与发展组织 1982 年给生物技术下的定义是：“生物技术是应用自然科学

及工程学的原理，依靠微生物、动物、植物体作为反应器将物料进行加工以提供产品来为社会服务的技术。”这个定义反映了这20多年来生物技术发展的主流。广义地讲，生物技术亦包括前述生物材料、医学工程等在内，即所有现代生命科学成就在多个实际领域的应用（表8–1）。

表8–1　生物技术发展大事记

技术方面	1953年，沃森和克里克提出DNA双螺旋模型 1973年，完成第一例大肠杆菌基因工程 1978年，胰岛素在大肠杆菌表达成功 1982年，第一例转基因鼠成功 1997年，第一只克隆羊诞生
商业、法律等方面	1976年，第一个DNA重组技术规则产生 1976年，第一个基因工程公司Genetech成立 1980年，第一个工程菌专利经美国最高法院裁决成立 1990年，人类基因组计划启动

生物技术（biotechnology）和生物工程（bioengineering）两个词一度有所混淆，近年来渐渐澄清。生物技术用于广义的生命科学与工程技术的结合和应用，生物工程则专指生物技术研究和应用中的一部分。

二、生物技术对社会经济与发展的巨大影响

现代生物技术作为一门新兴的高新技术产业，它的生命力突出表现在它对社会经济和发展的各个方面带来的极大冲击和影响。

1. 医学方面

现代生物技术研究成果在医学方面的发展应用最为显著。一批蛋白质、肽类药物预计可以对许多疾病有良好疗效，过去，其生产一直受原材料来源的限制，现在却有很多已成为生物技术产业的产品（表8–2）。生物技术改变了疫苗生产的状况，使许多疫苗的应用成为现实。到1997年7月为止，美国FDA已批准39种基因工程药物、疫苗和注射用单克隆抗体。

表8–2　用生物技术生产的一些药品和疫苗

药品和疫苗	用　途
胰岛素	治疗糖尿病
干扰素	治疗病毒感染疾病
红细胞生成素	治疗再生障碍性贫血
凝血因子	治疗血友病

2. 农业方面

1983年，土壤根瘤农杆菌的肿瘤诱导质粒（Ti质粒）被用于植物细胞转化，极大地推

动了植物基因工程的进展。到1998年4月为止，世界各国批准的以抗虫、抗除草剂基因为主的转基因植物在大田试用已有4 387项。例如，苏云金杆菌毒蛋白基因转入番茄得到的转基因番茄，对烟草天蛾和谷实夜蛾两种害虫也获得了较强的抗性。又如，除草剂草甘膦（glyphosate）是一种对环境无害的除草剂，但也伤害农作物。把一种名叫EPSPS的基因（EPSPS的基因表达产物是草甘膦攻击目标）转入番茄、棉花、马铃薯，作物获得EPSPS的基因后，增强对草甘膦的抗性，杂草被除草剂杀死，农作物却能存活下来。

转基因农作物还包括增强作物抗逆性，改善作物生长和产品性能等许多方面。

生物技术还被广泛地用于开发微生物杀虫剂（以菌治虫）、植物病的微生物防治（以菌治菌）、微生物除草剂（以菌治草），以尽量减少化学农药的使用带来的对环境的污染。在肥料方面，传统的根瘤菌肥料在不断改进，新的以促进作物生长为目标的细菌制剂正在大量开发中。

3. 工业和环境方面

近代生物技术的应用使传统的微生物发酵工业面目一新。用发酵法和酶法生产的氨基酸已达18种，年总产量超过5×10^5 t，产值超过30亿美元。运用基因工程手段，解决了L-苏氨酸、L-色氨酸等生产困难品种的大量生产问题。例如，增加发酵菌体中色氨酸合成关键酶的基因拷贝数，可使色氨酸产量提高130%左右。抗生素是微生物发酵的另一大类产品，世界年产值在50亿美元以上。基因工程技术正被应用来发展合成抗生素，淘汰毒性较大的老品种，改变产品结构比例，以提高供应抗生素质量。

基因工程的应用使发酵工业不断地涌现新产品，一大批用途更广、价值更高的新产品正在设计开发中，包括：合成靛蓝、合成黑色素等染料，有广泛用途的黄原胶，合成橡胶以及生物可降解塑料等。一些基因工程细菌还被用于采矿，包括：铜、铀、钴、镍、锰、锌等10余个品种。据全世界20个矿山统计，每年用细菌浸出的铜在3×10^5 t以上，在1980年，美国利用细菌浸矿获得的铜已占全国铜产品的25%，加拿大用细菌获得的铀达230 t。在石油开采中，使用极端嗜热耐盐细菌，经基因工程改造，使该细菌获得分解石油的性能，然后注入油井，可使石油产量增加50%。

基因工程在环境污染的清除中发挥很大的作用。例如，一艘巨大的油轮可以装10^5 t原油，一旦失事，原油的泄露是难以避免的。在海岸边上，喷洒特殊设计的含氮营养液，以刺激微生物的生长，帮助分解污染的石油产品，这已成为常用的方法。亦已有各种工程菌被组建出来，专门用于清除石油废弃物污染。

总之，在21世纪到来之际，人类社会面临人口膨胀、资源枯竭、温室效应、环境污染、免疫性病原物扩散等令人困扰的问题，几乎无一不需生物技术的参与来解决。生物技术的突出优点是来自自然，把自然界提供的品质和性能加以选择、优化和集中，因此具有经济、清洁、可持续发展的特点。

生物技术的发展和应用涉及的面很宽，医药工业无疑是当今生物高新技术产业的龙头，各国家与公司均竞相投入，竞争激烈；农业、发酵工业和环境亦是生物技术的主要用武之地。这几个方面的资料，见诸于教科书、杂志已经很多。因此，在本章的下面几节中，我们挑选了几个工科院校中的专业研究方向与生物技术产生渗透交叉的边缘地带，如：生物材料、生物能源、生物传感器、仿生学、海洋生物工程和微生物发酵等，予以叙述，希望更有利于读者对生物技术的发展形成较为全面的印象。

第二节 生物材料

生物材料学是生命科学与材料科学的交叉学科，在医学和工程学中得到广泛应用。其研究的主要目的是在分析天然生物材料的组装、生物功能及形成机制的基础上，发展新型医用材料及仿生高性能工程材料。按照研究对象和使用目的的不同，在这儿我们把生物材料分为 3 种：天然生物材料、生物医用材料以及仿生和组织工程材料。

一、天然生物材料

（一）结构特征

8-1 贝壳材料和蛛丝纤维材料

天然生物材料是在生物过程中形成的材料，如棉、麻、竹、木材和贝壳等（图 8-1），它们的基本组成其实也就是生物体的元素组成。以 C、H、O、N 最为丰富，含一些较丰富元素 Ca、P、Cl、K 等和微量元素 Fe、Cu、Zn、Mn 等。基本元素通过一定的相互作用，组成了几种基本的化合物：水、核苷酸、氨基酸、糖和生物矿物。这几种基本化合物通过不同的组装形成了天然生物材料的复杂结构。



图8-1 贝壳也是生物材料

天然生物材料是复合材料，有活性的生物材料往往是细胞与细胞外物质组成的复合材料。例如，骨是由骨细胞、细胞外基质及分布于基质内外的无机矿物构成的。天然生物材料的生物活性赋予它比任何传统人工材料都高超的自组装分级结构和优异性能。例如，同样是矿物材料，天然生物陶瓷在强度、断裂韧性、减震性能、表面光洁度等方面都具有常规陶瓷材料无法比拟的优点。

（二）类型

根据天然生物材料组分不同可分为五大类：结构蛋白、结构多糖、生物软组织、生物复合纤维和天然生物矿物。表 8-3 列出了它们各自的结构特点、力学性能和代表物。

表8-3 天然生物材料

性能特点	结构蛋白	结构多糖	生物软组织	生物复合纤维	天然生物矿物
结构特点	大分子通常结合成纤维状且具有多层次的分级结构	具有种类繁多的不同周期性结构	相对刚硬的纤维或粒子填充在柔软基质中	硬化基体和纤维牢固结合	无机矿物和生物高分子组成高级结构
力学性能	赋予特定的柔性和刚度	赋予特定的柔性和刚度	柔性材料	硬材料	硬材料
代表物	胶原蛋白、丝心蛋白、角蛋白	纤维、固溶胶、透明质酸	皮肤、血管、肠壁、鳍	昆虫表皮、兽角、木材	骨、牙、贝壳、珊瑚

（三）天然生物材料的研究和应用

天然生物材料的自组装结构和受力状况是精妙纤巧的，它们体现优异性能的机制也极其复杂，对它们结构和性能的研究有助于发现新材料、新结构，从中也启发人们去研制和开发新的医学材料和工程材料。同时用生物工程的方法生产性能优异的天然生物材料也成为另一很有潜力的领域。

除了传统的生物材料外，研究人员开发出不少具有新性能、新用途的新型生物材料。如：生物胶黏剂和生物防污剂。

有些海洋生物能分泌一些具有牢固粘连功能的黏性复合物，使它们黏附在舰船、潜艇以及深海探测器等复合材料的表面。人们从这些海洋生物体中，提取天然物质制成生物胶黏剂。生物胶黏剂具有结合牢固耐久、快速固化、无毒、耐盐、耐潮湿、有生物亲和性等优点，它可以在修补、堵漏、伤口处理及战场防护等方面发挥作用。

另一方面，为不损坏船体表面，不影响舰船航速，又必须消除海洋生物的附着。目前常用的方法是在舰船表面涂一层有毒的防污漆，但由于它有毒、污染环境、危害人体健康而使它的使用受到限制。生物防污剂是用现代生物手段从海洋植物或陆地野生植物资源中提取的生物活性物质为主的防污剂，它具有无毒害、不污染环境、能阻止和驱逐海洋生物附着的作用。芝加哥大学的研究人员从海洋大叶藻中提取了一种防污剂，并完成了鉴别、表征和防污作用模式的研究。试验表明，该天然防污剂和合成的类似化合物，具有优异的防海洋生物（如底栖硅藻、管栖蠕虫、藤壶等）污损的能力。

· 热点浅说 ·

生物纳米材料

生物纳米材料也可以分为两类：一类是适合于生物体内应用的纳米材料，它本身既可以是具有生物活性的，也可以不具有生物活性，但易被生物体接受，不会引起不良反应，例如，前述的磁性纳米粒子；另一类是利用生物分子的特性而发展的新型纳米材料，它们可能不被用于生物体，而被用于其他纳米技术或微制造。例如，极端嗜盐菌原生质膜上的紫膜，含有与视觉中的视紫红质相类似的蛋白质。它既可以利用光能合成 ATP，又可以在无光情况下进行氧化磷酸化。该蛋白是以稳定的二维六角形晶格结构排列在天然紫膜中的，在干膜状态下，可以在 −30℃到 140℃的状态下不失去活性。紫膜的结构和特性使它成为优良的纳米材料。利用它的光驱动质子泵功能可实现太阳能到化学能和电能的转换；利用光照下电荷分离的光电特性可制成光电子器件；利用光循环中间体之间产生光致变色特性可制作光子器件。再如，具有纳米尺度的 DNA 分子。利用锌、镍、钴等金属离子很容易嵌入 DNA 双螺旋中心的特点，通过在 DNA 的表面覆盖金属原子的方法，合成导电的 DNA 链。这类 DNA 导电体可用作生物传感器，当外界环境如杂交、pH、结合等引起 DNA 链的状态改变时，电流的状态也会发生改变，从而可以用于探测遗传畸变、环境污染或筛选能与 DNA 结合的抗肿瘤药物等。

二、生物医用材料

生物医用材料是指用于医疗的、能植入生物体或能与生物组织相结合的材料。自从 16 世纪用金治疗上颌骨开裂，18 世纪末用象牙做人工关节以来，越来越多的生物医用材料被发现和使用。早期的生物医用材料有金属、陶瓷、高分子等人工合成材料，近年来也开始使用活材料或用组织工程制造出的活组织与无生命的材料结合而成的杂化材料。

随着对人工器官研究的深入发展，生物医用材料也向着设计制造更精密、耐久性更强、以材料的固有特性取代人体的特定功能的方向发展。

（一）对生物医用材料性能的要求

8-2 材料反应和宿主反应

生物医用材料首先必须具有生物相容性及与其使用部位相适应的机械、生化性能。生物相容性有两方面的含义：一方面是指生物医用材料在生理环境中对机体不产生明显有害的效应，即无宿主反应，包括无毒性，无任何副反应，生物材料的浸出物或降解物对人体不造成炎症，不导致组织坏死等等；另一方面是指机体对材料也不产生明显而有害的影响，即无材料反应，包括生物环境不对材料腐蚀、降解、磨损、使之性质退化甚至破坏材料结构等等。

这两者的作用往往是相辅相成的：生理性体液对材料常造成有害影响，使之降解或释放出粒子等不溶性物质，所降解的产物和释放的不溶性物质又可能引起毒理反应，危害机体。目前对于生物相容性的认识基本上是经验性的。来自材料方面的影响有：材料类型与形态，表面及组成，物化性质及力学性质等。来自生物系统方面的影响有：动物种类，植入部位，受体状况，存留时间和使用环境等。

此外，生物医用材料还应具有相应的强度、韧性、弹性、耐磨、耐疲劳、耐腐蚀及润滑等性能要求。

（二）生物医用材料的种类

8-3 生物医用材料应用研究举例

1. 金属材料

金属材料作为人体材料使用始于 16 世纪，具有悠久的历史。这类材料具有高机械强度和抗疲劳性能，在承力方面具有其独特的优点。自 19 世纪末开始，钢、镍等就作为治疗骨折的主要材料；1963 年后钴、铬、钼的耐腐蚀合金已作为人体内的固定夹具使用；随后不锈钢得到了更广泛的应用；目前医用金属材料主要用于骨、牙等硬组织的修复和替换、心血管和软组织的修复以及制造人工器官的结构元件，是临床应用最广泛的承力植入材料。

2. 陶瓷材料

生物陶瓷通常是由在生理环境中存在的离子（Ca^{2+}、PO_4^{3-}、K^+、Mg^{2+} 等）或对人体组织仅有极小毒性的离子（Al^{3+} 等）所构成的。常用的生物陶瓷材料有 TiO_2、Al_2O_3、钙铝酸盐、搪瓷、生物玻璃及玻璃状碳等。此类材料的最大优点是具有良好的生物相容性，可以与人体组织牢固地结合。

生物陶瓷在临床上主要用于肌肉 – 骨骼系统的修复和替换、心血管系统的修复以及制作药物释放和传递载体。例如，具有较高强度的氧化铝、氧化锆陶瓷以及带有陶瓷涂层的钛合金材料可用于人体的矫形修复，具有生物活性的烃基磷灰石和微晶玻璃可用于牙根种植、牙槽矫形及颌面再造，而碳基复合材料在人工心脏瓣膜方面也有所建树。

3. 高分子材料

生物医用高分子材料是以高分子化合物为主要成分，与各种添加剂配合，经过适当的加工而制成的人工合成材料或天然高分子材料。高分子材料具有密度小、耐磨、自润滑、耐腐蚀、易于合金化、弹性好等特点，自 20 世纪 60 年代始，用于人体医用材料已取得了很好的效果。

医用高分子材料按性质可分为非生物降解型和可生物降解型。非生物降解型高分子在生理环境中能长期保持稳定，不发生降解或交联磨损，具有良好的物理机械性能，如聚乙烯、聚丙烯、芳香酸酯、聚硅氧烷等。它们主要用于人体软、硬组织的修复，人工器官、接触镜、黏接剂等制品的制造。可生物降解型高分子可在生理环境中发生降解，而且降解产物能通过正常的新陈代谢被机体吸收利用或排出体外，这类材料包括胶原、甲壳素、纤维素、线性脂肪族聚酯等，主要用于药物释放送达载体及非永久性植入装置。

4. 生物复合材料

生物医用复合材料是由两种或两种以上的不同材料复合而成的，例如，它可以由金属材料、陶瓷材料和高分子材料复合而成。这类材料主要用于修复、替换、改善人体组织和器官以及制造人工器官。由于天然生物材料通常都是复合材料，所以生物医用复合材料的研究为真正仿制天然生物材料创造了条件。

5. 生物衍生材料

生物衍生材料是由经过特殊处理的天然生物组织形成的材料，又称生物再生材料。特殊处理包括轻微处理和强烈处理。所谓轻微处理是指维持组织原有构型而进行的固定、灭菌、消除抗原性等处理，例如，用戊二醛固定心瓣膜等；强烈处理是指拆散原有构型，重建新的物理状态的处理，例如，用再生的胶原、弹性蛋白、透明质酸重建纤维和膜等。

生物衍生材料经过了特殊处理，是无生命的材料。但由于它的组成和结构与天然组织类似，所以它在维持人体动态过程的修复替换中具有重要作用。生物衍生材料主要用于制作人工心脏膜、血管修复体、皮肤掩膜和血浆增强剂等。

三、仿生和组织工程材料

近年来，试图仿制天然生物材料，制备出具有种种优良的结构形式和功能，甚至具有生物活性的材料，成为生物材料学极为活跃的领域。从内容上看，它涉及细胞调控的生物矿化，基因调控的纤维蛋白，以及仿珍珠层材料、人工酶、仿生物膜、智能材料等等；从应用上看，可大致分为应用于工程学的仿生材料和应用于医学的组织工程材料。下面介绍两个具有重大应用前景的领域。

（一）仿生智能材料

研制具有类似生物材料的结构及功能的“活”材料系统，同时具有感知和驱动双重功能，即不仅能感知外界环境或内部状态的变化，而且能通过材料自身或外界的某种反馈机制，及时将材料的一种或多种性能改变，作出恰当的响应，这就是仿生智能材料研究的内容。

例如，人的皮肤就是一种天然的多功能复合薄膜材料，它是由具有很好柔韧性，能自修补并可防水的多层类脂体薄膜构成的。皮肤的主要功能包括：传感，防异物

侵入，促进分泌，防脱水，调节体温及保护免受过度辐照等等，也就是说它具有对环境的自适应、自诊断及自修复功能。研制人工皮肤的目标，直接瞄准天然皮肤的多重功能。

总之，智能材料应具备感知、处理和驱动3个基本要素。它将高技术的传感器、执行元件与传统材料结合起来，赋予材料新的性能，使无生命的材料具有一定的生物属性。因此，往往需要多种材料的复合才能构成一个智能材料体系。

现已有不少具有智能的材料，如变色玻璃、形状记忆合金、增韧氧化锆陶瓷、正温度系数热敏陶瓷等。例如,形状记忆合金（SMA）在发生可逆的相转变时,刚性、电阻、内摩擦、声波发生数等均会发生变化。这些物理性质的变化成为检测损伤的丰富信息源。SMA在加温时能收缩，外力场下会发生相态变化，因此它不仅具有自诊断性，而且具有损伤自愈合能力，利用这些特性可开发智能执行元件。仿生智能材料在航空、舰艇、建筑、机器人、医药等领域都具有巨大的应用前景。

（二）组织工程材料

组织工程材料是以工程学和生命科学的原理和方法研制出的生物材料，用来代替缺损组织、器官，并行使一定的生理功能。在许多方面它甚至可以比传统的生物材料优越。现有的组织工程材料研究主要包括3个方面：一是研究用于直接移植或制造体外器官的干细胞培养，二是在体外生成用于治疗目的的细胞种系、细胞衬里和器官，三是研制用于自体或异体细胞、器官包裹的生物相容性材料。

组织工程材料提供了器官及组织再建的一种真实的可能性。例如，用组织工程方法研制出了一种可诱导皮肤再生的合成材料，表层由硅酮组成，可防止液体流失，底层由软骨素磷酸和胶原蛋白组成,可诱导血管和结缔组织向内生长。将该材料植于患处，3周后在该合成材料上就出现了一层很薄的表皮。又如，利用组织工程设计研制出的具有与组织相同弹性系数的生物弹性材料，可作为防止粘连的屏障，代替和包容组织中的细胞。

第三节 仿　生　学

人类有许多问题、许多困难找不到正确解决的方法和途径，而在生物界中，许多问题则早已得到了很好的解决。探索和模拟生物机体的奥秘,借以推动科学技术的发展,成为现代仿生学发展的目标和动力。

一、仿生学——模仿生物的科学

8-4 仿生学的蓬勃发展

1960年秋，在美国俄亥俄州召开了第一次仿生学讨论会，正式命名模仿生物的科学——仿生学（bionics）。仿生学被定义为：模仿生物系统的原理以建造技术系统，或者使人造技术系统具有生物系统特征或类似特征的科学。需要指出的是仿生学并不只是单纯地模仿生物，更主要的在于它要把生物的卓越机能更巧妙和更精炼地应用到工程技术中去。

在第一届仿生学会议上，设计了一个图案，作为代表仿生学学科的符号：一个数学的积分号（代表数学），一端连接一把解剖刀（代表生物科学），另一端连接一把电

· 热点浅说 ·

组织工程与人工器官

耳朵坏了，培养一只替换掉；角膜糊了，培养一块种进去；骨头断了，再养一段接上去；用自己的细胞培育出不同的组织、器官来修复或替代坏了的器官；初听起来，好像是天方夜谭的事，现在，组织工程正是朝这个方向努力的。

组织工程是一门新兴学科，它研究和开发各种生物替代物，用于对受损伤的人体各种组织或器官加以修复、替代和维护，力求在功能和形态上恢复如初。来自异体或自体的种子细胞，合适于细胞黏附、增殖、分化的组织工程支架，还有调控细胞生长的细胞生长调节因子构成组织工程的三大要素。

组织工程的做法就像盖房子，先架好支架，再让细胞依附生长在支架上，逐渐形成组织和器官。支架的来源有天然和人工两类。目前制作支架最常用的天然材料是动物胶原蛋白和一些含水胶质，如藻胶、洋菜胶等。人工合成材料如聚乳酸和聚甘醇酸等也被看好。支架必须是细胞适合黏附并生长分化的，材料的硬度及性能需适合该组织的性能，并且，材料本身应能逐渐被降解并由该处组织的基质来取代。

组织工程学已经在人工皮肤、人工软骨、人工神经、人工肝等方面取得了一些突破性成果。目前组织工程的应用甚多，例如，皮肤及软骨移植已实际用于治疗，心瓣膜还处于临床前实验中，而人工胰则还在基础研究阶段。



人工耳朵

烙铁（代表电子技术、技术科学），这个图案很形象地表征了仿生学新颖的研究内容、独特的研究方法和整个研究历程（图 8–2）。



图8–2　代表仿生学学科的符号

二、仿生学的研究内容和研究方法

仿生学是一门建立在多学科边缘上的综合性学科，仿生学的每一项成果需要有许多学科的参与。

（一）仿生学的研究内容

仿生学的研究内容极其广泛，无论是宏观的还是微观的，整体的还是局部的，无论是结构的还是功能的，只要生物系统显示出明显的优越性，就值得人们去模仿，均属仿生学的研究对象。

基于所模拟的生物系统的机能特性的不同，仿生学研究的主要内容又可分为以下几个方面：

1. 信息仿生学

研究的是生物系统与外界环境、生物个体之间，以及生物体内各部分间的信息接收、存储、处理与利用的机制，并将其移植于技术系统之中的方法，以求制成类似于生物系统的计算系统和信息接收处理系统。它的研究内容包括细胞内和细胞间通信、动物间通信、机体的信息存储与提取、感觉器官的机制和人工智能，等等。

2. 控制仿生学

研究生物机体控制系统的结构与功能原理，并用这些原理去改进现有的或建造新型的自动控制系统。当前研究较多的是体内稳态、反馈调节、肢体运动控制、动物的定向与导航、生态系统的涨落和人机合作，等等。

3. 力学仿生学

研究和模拟生物机体外部形态和内部结构的力学原理。研究最多的是植物的茎、叶以及动物体形、肌肉、骨骼的结构力学原理和动物的飞行、游泳、血液循环系统的流体力学原理，等等。

4. 化学仿生学

研究和模拟生物体中的各类化学反应，包括酶学原理、选择性生物膜和生物结构的能量转换、生物发光、生物发电，等等。

5. 医学仿生学

研究人工脏器、生物医学的图像识别以及医学信号的分析和处理，等等。

6. 经济仿生学

从经济活动角度，模仿生命活动机制。通过借鉴生命活动的表层现象、结构元素、协调机制，为观察、了解、分析、把握、描述、改造人类社会经济活动的表层现象、结构元素、协调机制，提供新的观察角度、参照标系、思维模式和行为选择。

8-5 蜜蜂的寓言与凯恩斯理论

（二）仿生学的研究方法

将生物系统的优异原理应用到工程技术中去，这一特有的研究任务决定了仿生学特有的研究方法，那就是以建立各种模型为核心。一般地说，仿生学的研究过程包括 3 个环节。

首先，通过观察、研究生物体的某种结构和功能，排除一些无关因素，使得对其工作原理的理解更为突出和简化，从而提出一个生物模型。

然后，将有关生物模型的实验资料翻译成数学语言，用数学公式来表示，变成具有普遍意义的数学模型。

最后，根据数学模型或直接根据生物模型，用各种手段（电子线路、机械结构、化学结构等）制作出可以在工程技术上进行实验的实物模型，再经过反复验证，发展成技术模型，最终制作成技术装置。整个过程就是实现对生物系统的工程模拟（图 8-3）。

提出模型，进行模拟，这就是仿生学的基本研究方法。在仿生学的研究过程中，



图8-3 仿生学的研究过程

模型是联系生物科学与技术科学的桥梁。数学模型和技术模型都来源于生物模型，反过来又指导对生物系统的研究，使它们在机能上更接近生物系统。数学模型具有抽象性和概括性，可以抽象提出生物体行为和状态特征进行人工模拟，制造出机能类似的技术装置；技术模型本身是一个技术系统，同时又体现优异的生物原理，是仿生学研究任务的成果标志。现代仿生学所使用的技术模型很多是用电子线路实现的电子模型，电子科学在仿生学的产生与发展过程中，起了很重要的作用。

三、仿生学在工程技术中的应用

（一）信息仿生

工程技术中所采用的信息处理方法，从原理上看，与生物体的信息处理非常类似，将生物信息处理原理应用到现代技术系统中，这就是信息仿生。

人和动物的感觉器官：眼、耳、舌、鼻、皮肤等，是机体从外界获取种种信息的接收器和预处理器。感觉器官奇妙的机能、精美的结构为人们改善技术系统的信息输入/传送装置、设计新型的探测、跟踪和计算系统，提供了十分有益的启示。

模拟动物的视觉系统研制出“电子蛙眼”和“电子鸽眼”。模拟人和动物嗅觉器官的功能，还研制成功了“电子鼻”，用于化学、食品工业，以及矿井、仓库、潜艇、宇宙飞船内的气体成分分析、输气管道的检漏。模拟听觉器官的生理功能，研制出“电子耳”，用于通讯系统，可将 600 个电话通道压缩成一个通道。模仿水母耳的听觉本领制成的“水母耳”风暴预测仪，可以提前 15 h 作出预报，准确地报告风暴的强度和方向。近来，信息仿生更向着社会动物的群体智能方面内容发展。

8-6 电子蛙眼和电子鸽眼

8-7 群体昆虫 群体智能

（二）控制仿生

人和动物体内都存在自动控制系统，以保证新陈代谢的正常运行、对内外环境的适应以及整个机体的协调统一。这些存在于生物机体中的活的自动控制系统，结构小巧，功能完善，精确可靠，在许多方面都是目前人造控制系统无法比拟的，因而可以作为人类发展自动控制技术的借鉴。

蝙蝠、海豚、鲸、海豹等动物的天然声纳系统采用了回声定位的原理。蝙蝠在飞行时，从喉内产生超声波，通过口或鼻孔发射出来，遇到食物或障碍物，超声信号被反射回来，再被它们的耳朵接收，据此判断目标及距离。蝙蝠的耳朵外耳很大，内耳特别发达，能接收很高频率的号叫声和低密度的回声。它们在 1 s 内能捕捉和分辨 250 组回声，同时发出同等数目的超声波。蝙蝠对信息的接收和处理采用了一种全息术的方法。图 8-4 为蝙蝠声纳信息处理原理图。蝙蝠在向体外发射一定频率超声波的同时，还输送一定的参考波信号到大脑的某个部位。当这个部位接收到由目标反射回来的信息载波（包含有振幅和位相信息）时，就与参考波相干，因而就像全息摄影一样接收到了三维空间目标的全部信息。正因为如此，动物可使用它的声纳，既确定目标的距离，又判断目标的形状和性质，是食物、天敌或是障碍，而且还能够同时探测多个目标，并确定它们之间的相对位置。蝙蝠的这种行使回声定位的构件就叫“回声探测器”。

蝙蝠的“回声探测器”和现代无线电定位器相比，有许多优越性。它的质量只有几分之一克，体积为几分之一立方厘米，比现代无线电定位器要小得多，也轻得多（现代无线电定位器有几十、几百至几千千克重，几百立方分米大）。在一些重要特性上，如测量距离和目标角坐标的灵敏度、对相互干扰的稳定性、信号和噪声的比值等，蝙

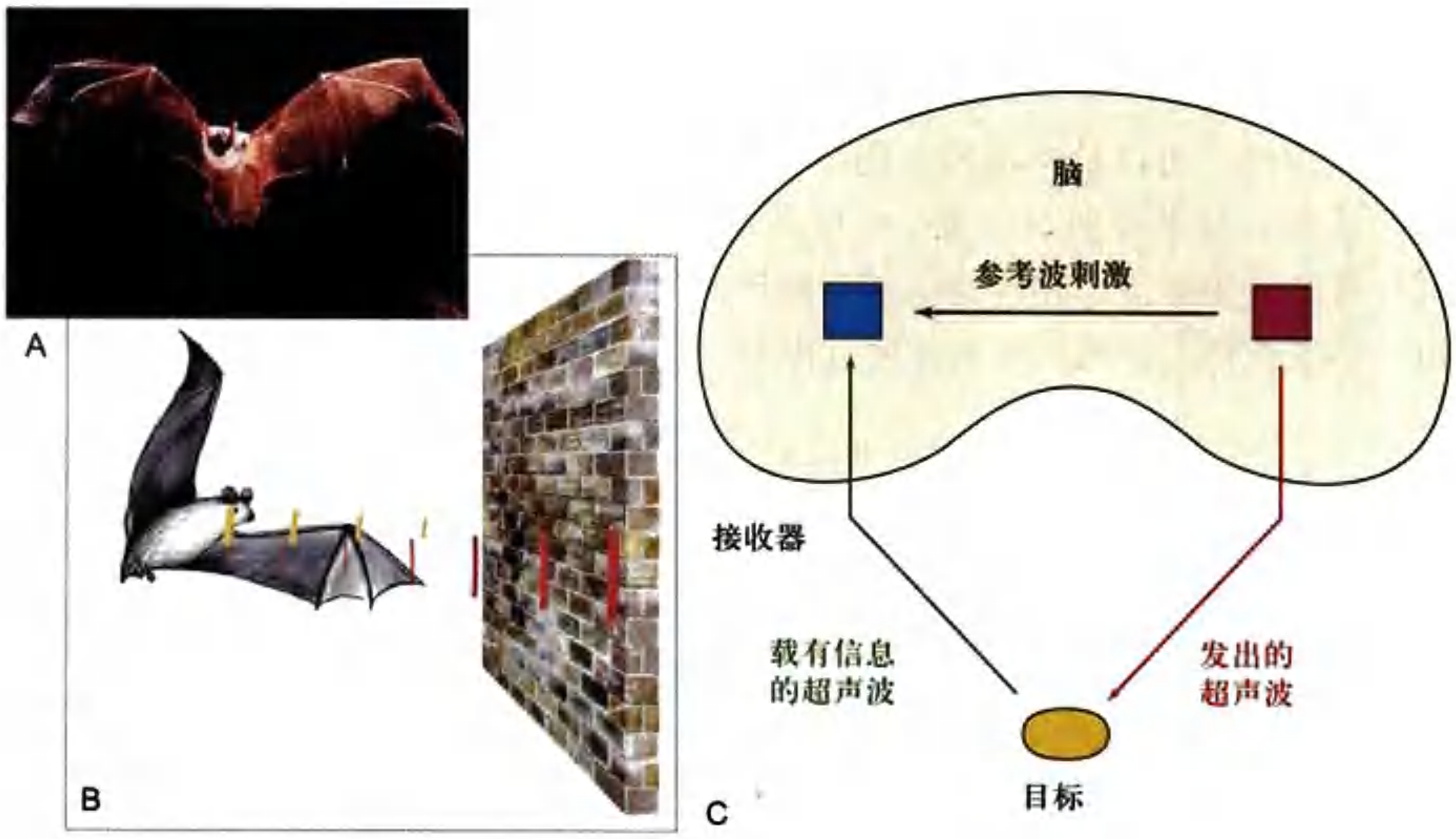


图8-4　蝙蝠声纳信息处理原理图

蝠的定位器都超过现代无线电定位器百倍以上。凭着全息接收方式，当环境噪声增大时，蝙蝠只需增大参考波的强度，而无需增大发射波强度，即可提高信噪比。所有这一切，都是雷达设计人员所追求的目标。

人们还根据蝙蝠的回声探测器制造出可供盲人使用的“探路仪”和“盲人眼镜”。它们由两部分组成：一部分发生超声波，另一部分把周围物体反射回来的信息载波变成人可辨认的声音信号。这样，拿着“探路仪”或戴着“盲人眼镜”就可以及时发现和区分前面的障碍物。

还有许多动物具有惊人的导航本领。例如，候鸟经过几千甚至上万千米的长途迁徙飞行，常能以几米的准确度到达目的地。动物体内的天然导航系统结构小巧，功能精确。目前人们趋向于认为鸟类和其他一些动物是利用日月星辰导航的，而另外一些动物则可能根据海流、海水化学成分、地磁场、重力场等进行导航。对动物导航机制的探索，有益于新型通讯设备和新型导航仪器的研制。

此外，研究生物控制系统对改进人机系统，更好地实现人机合作也具有重要意义。例如，改进人机通信系统，使机器的输入装置能够直接接收文字和语言指令；改进机器操纵系统，防止因人的失误而导致行动受阻；增加人机信息通道，给人脑更多信息，使人更好地操纵机器等。

（三）拟态仿生

拟态是生物体对环境适应的一种方式，在生物界普遍存在。它是指动物的体色与环境色泽相似或没有抗敌害能力的动物长得像有“本领”的动物而“以假乱真”，躲避天敌，成功捕食（图 8-5）。将拟态现象应用到工程技术中就叫拟态仿生。

拟态仿生在军事工程中的应用很广泛。例如，坦克的迷彩伪装，它可以分保护迷彩、变形迷彩和仿造迷彩 3 大类。图 8-6 给出各种迷彩的例子。至于仿造迷彩，是一种仿制目标周围背景图案的多色迷彩，主要用于伪装建筑物、构筑工事和长期停放的活动目标，达到以假乱真的目的。

随着雷达、红外技术等探测技术的发展，隐形飞机、隐形军舰、隐形机场等隐身技术成为研究热点。半个世纪以来，潜艇隐身技术取得了十分显著的效果，所用技术



图8-5 动物的拟态与保护色

包括：降噪、加吸声涂层和反雷达波涂层、采用新型推进装置、优化潜艇结构和增大潜深、隐蔽通讯和降低电磁及红外辐射等多个方面。20 世纪 80 年代以后，计算机辅助设计技术、新型材料技术、微电子技术等高新技术的发展，使各种隐身技术更加成熟，将拟态仿生推向新的广阔领域。

（四）建筑仿生

生物体和建筑物一样，时刻要受到各种自然力的作用，为了适应这些力的作用，它们在长期的进化过程中形成了各种形态，具有了一定的强度、硬度和稳定性。例如，羽茅草和禾本植物的长叶子往往卷曲成筒形，香蒲植物的叶子构成螺旋状，它们以弯曲的表面增加强度和稳定性。模仿这些植物，人们设计了筒形叶桥。世界著名的艾菲尔铁塔与人的小腿骨有着惊人的相似，铁塔的每个构件都在重复着小腿骨的结

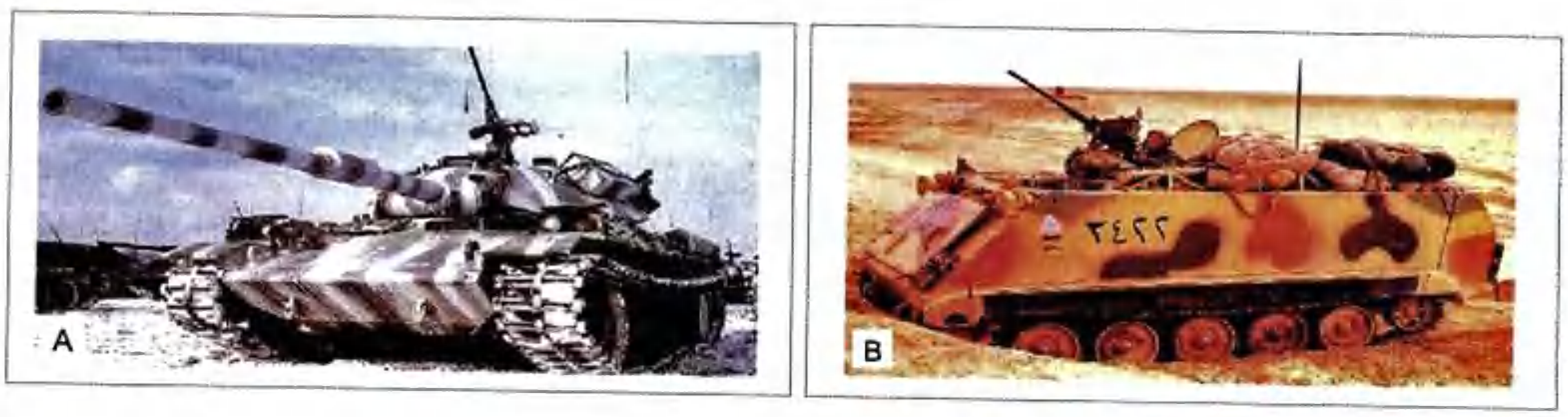


图8-6 拟态仿生在军事中的应用 A. 冬训中的坦克。B. 沙漠作战中的装甲运输车。

8-8 建筑仿生丰富人们生活

8-9 动物与建筑

构（图 8-7）。另外，一些动物的肢体布局和桥梁结构之间也有惊人的相似。动物的前后肢就像是两头的桥墩，脊椎恰似桥梁（图 8-8）。事实证明，很多省料、有力又美观的建筑结构都是模仿生物的部分或主体结构设计而来的，例如，藤蔓植物之与悬索结构，动物蛋壳之与薄壳结构，树干、竹笋之与高耸建筑物，蜂窝之与蜂窝结构等等。建筑仿生的发展极大地丰富了人们的生活。



图8-7　艾菲尔铁塔与人的小腿骨非常相似

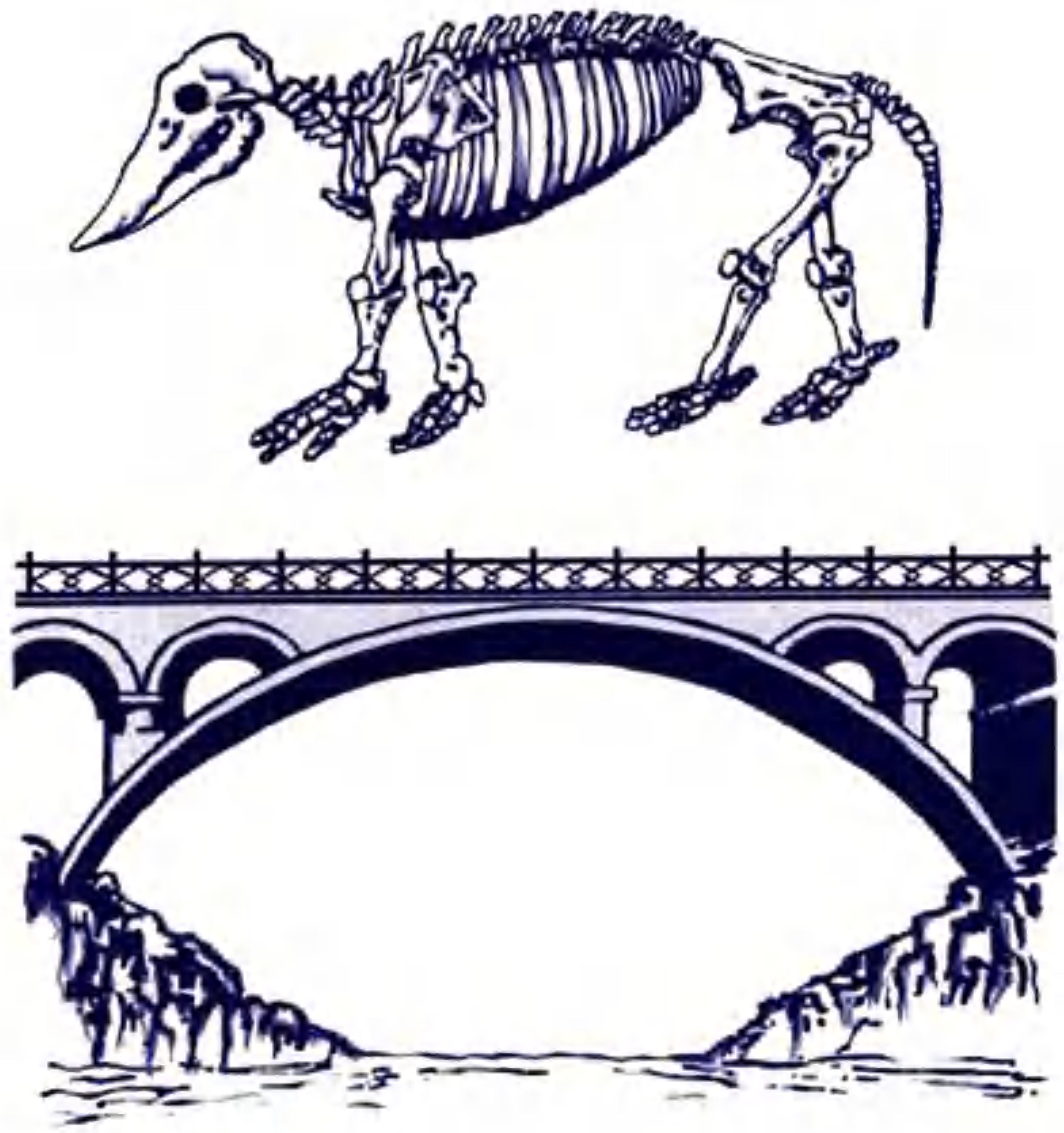


图8-8　动物的肢体与桥梁也有惊人的相似

（五）化学仿生

8-10 前途广阔的化学仿生

化学仿生研究和模拟的是生物体内的各类化学反应，包括酶学原理、选择性生物膜和生物结构的能量转换、生物发光、生物发电等。化学仿生在社会经济增长、改善生活、克服疾病等方面都具有很大的贡献及深厚的潜力。

活细胞是一个天然的化工厂，在它们的生命活动中不断地进行着合成与分解，小到甘油、醋酸等小分子，大到核酸、蛋白、抗生素、激素等复杂物质。而且所有反应在细胞内非常高效地进行着。例如，合成一条 150 个氨基酸的血红蛋白肽链仅仅需要 1.5 min。研究模拟天然物质的结构、个别生化反应原理、整个生物合成路线以及生物合成的高效性和可控性成为化学仿生的主要领域。人工模仿物和天然物质相比较，不仅在分子结构上相类似，而且在生物活性上也相似，甚至效果更加理想。

过去许多有用的物质都是从植物中直接提取的，如植物碱吗啡（止痛剂）、奎宁（抗疟疾药）、利血平（抗高血压药）等。但是这种提取方法有着很大的局限性。研究这些天然物质的结构特性及合成途径，人们找到了人工合成有同样或更高生物活性的物质的可能性。以天然生物碱吗啡的分子骨架为基础，人工合成了模仿物普罗美多，它比吗啡具有更强的止痛作用；改变和简化毒扁豆碱（眼科用药）和管箭毒（肌肉松弛剂）分子，也已合成了高活性的模仿物（图 8-9）；根据植物体内的生长激素合成的人工类

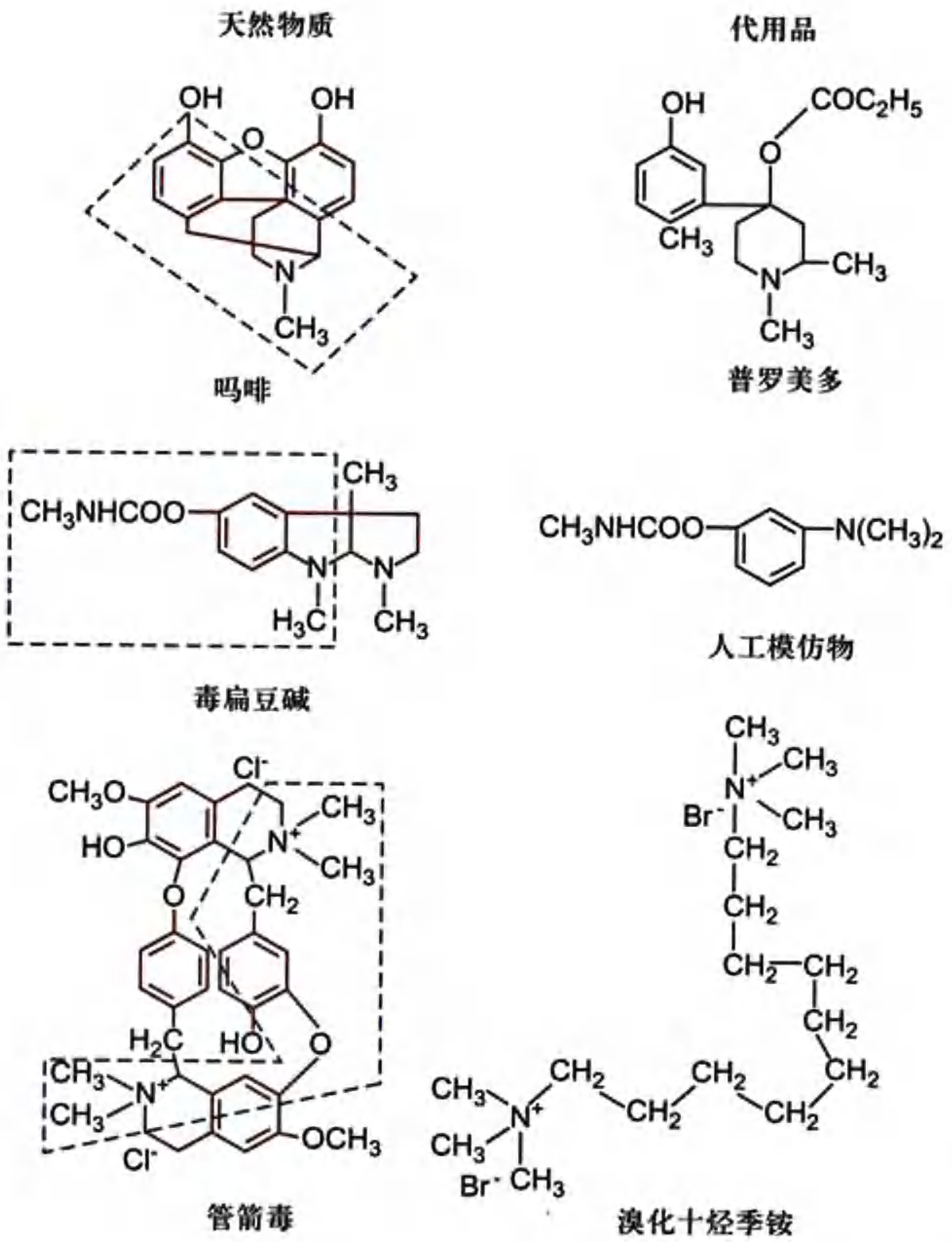


图8-9 天然生物碱及其人工模仿物 被模仿部位用虚线框出。

似物，因在细胞内不易分解，而具有更佳的效果；还有昆虫信息激素及其类似物在农业生产中的应用等等。

（六）整体仿生

整体仿生最典型的例子是机器人（图 8-10）。有的机器人的外形模仿人，称为类人机器人，它们跟人类一样有头，有身子，有四肢，并模仿人类的活动；模仿动物的

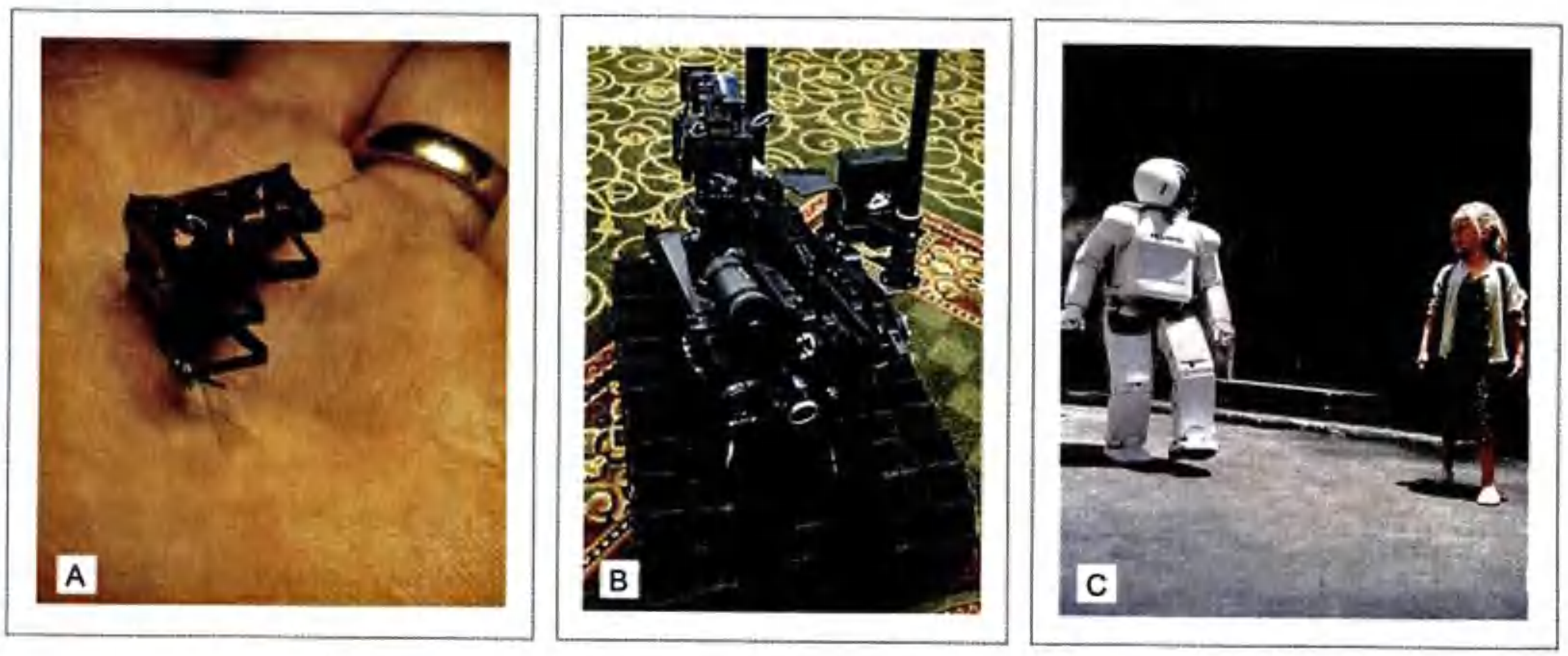


图8-10 机器人 A. 微型昆虫机器人。B. 机器人战士。C. 人形机器人。

则是动物机器人，例如日本和俄罗斯制造了一种电子机器蟹，能进行深海控测，采集岩样，捕捉海底生物，进行海下电焊等作业。美国研制出一条名叫查理的机器金枪鱼，长 1.32 m，由 2 843 个零件组成。通过摆动躯体和尾巴，能像真的鱼一样游动，速度为 7.2 km/h。可以利用它在海下连续工作数个月，由它测绘海洋地图、检测水下污染和拍摄生物。还有仿昆虫式微型机器人，它们模仿昆虫的外形和特征，具有体积小、隐蔽性强等优点，多应用在军事、航空等领域，如一种有弹性腿的机器昆虫，大小只有一张信用卡的 1/3 左右，可以像蟋蟀一样轻松地跳过障碍，1 h 前进 37 m。

8-11 智能机器人

在机器人体内一般都装有一台微型计算机，在接受指令后，机器人便开始执行任务。如果在机器人身上安装上一些传感装置（如视觉、触觉、听觉等），它们不仅能与环境进行对话交谈，而且还能在复杂的环境中“生存”，这类机器人叫做智能机器人。

第四节 生物传感器

一、什么是生物传感器

（一）传感器和生物传感器

传感器就是能感受（或响应）各种被测的物理的、化学的和生物的信息，并按照一定规律转换成可用信号（一般转换为易于加工、处理和观察的电学量）输出的器件或装置。在结构上传感器通常由直接响应于被测量信号的敏感元件和产生可输出信号的转换元件以及相应的电子线路所组成。传感器扩大了人类的感官功能，构成了各种自动化系统的关键部件，所以是现代信息科学的重要支撑技术之一。

传感器大致可以分为物理传感器、化学传感器和生物传感器。

8-12 生物传感器的分类和技术要点

生物传感器（biosensor）就是运用固定化的生物成分（如酶、抗原 - 抗体、DNA、激素等）或者生物体本身（细胞、细胞器、组织、细菌等）作为分子识别元件（即敏感元件），选择性作用于目标物，通过物理或者化学信号转换元件捕捉分子识别元件与目标物之间相互作用的产物或效应，并最终以电信号的形式显示出来，从而实现对生物化学物质的分析检测。常用的信号转换元件包括电化学的、热学的、光学的、声学的、半导体等。总之，生物传感器由分子识别元件和信号转换元件及辅助电路部分组成，其中分子识别元件决定了生物传感器的选择性，灵敏度、响应特性等性能与整体组成相关（图 8-11）。

生物传感器结合了现代生物技术和传感技术，具有极高的特异性和灵敏度，自 20 世纪 60 年代开始，生物传感器迅速而蓬勃发展，随着微电子学、光电子学、纳米技术等新型技术和学科的发展，新型传感器不断涌现，在生物学、医学、环境监测、食品、医药和国防等领域有着重要的应用前景，引起了世界各国的高度重视。

（二）生物传感器的特点

① 专业灵敏　因为采用高度选择性的分子识别元件和高灵敏度的信号转换元件，生物传感器具有极强的特异性和高度的灵敏度。理论上可以检测任何生物化学物质。

② 简易便捷　一般不需要对测试样品进行预处理，即无试剂工作。

③ 快速在线　响应速度快，测样用量少，可多次反复使用。操作简单，有些生物

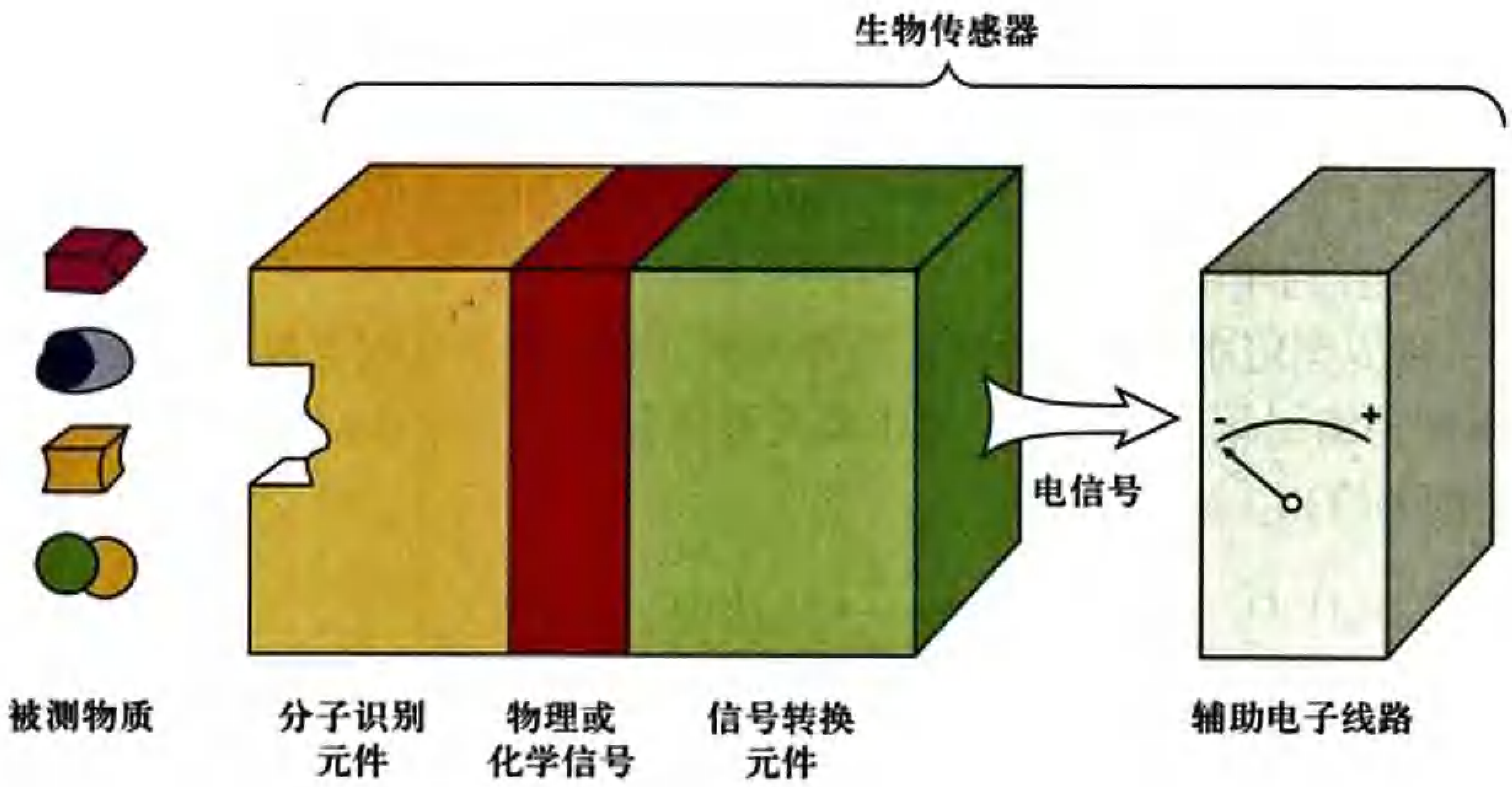


图8-11 生物传感器的基本结构示意图

传感器可以制作成便携式，用于在线测量。

④ 价廉物美 成本远低于大型分析仪器，甚至可以做成一次性使用的生物传感器，在临床检测中，在防止感染方面显得尤为重要。

不过目前许多生物传感器仍然存在稳定性较差，抗干扰能力较弱，推广应用有限等不足，可靠性还有待进一步提高。随着新的生物技术和工艺手段的发展，新型高质量的生物传感器也在不断涌现出来。

二、各种生物传感器及其应用

（一）酶传感器

酶传感器是由固定化酶膜与信号转换元件结合而成，常用的酶传感器有酶电极、酶场效应管、光纤光学酶传感器、热敏电阻酶传感器等，其中酶电极是发展最早，也是比较成熟的一类传感器（图 8-12）。

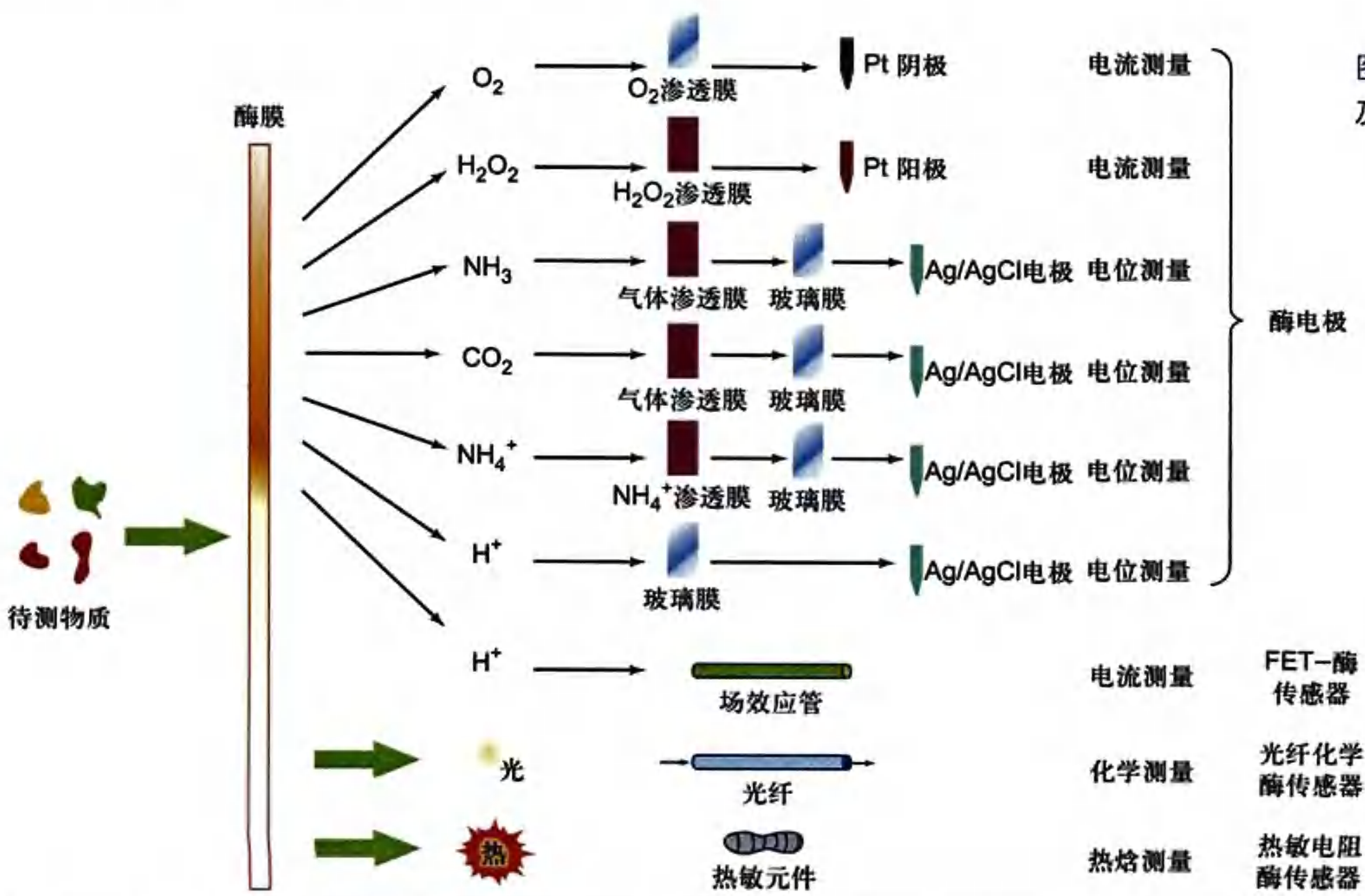


图8-12 酶传感器结构及信号转换

酶电极将酶膜设置在基础电极附近，被测物质在酶膜上发生催化反应后，生成的电活性物质，如 O_2、H_2O_2、NH_3 等，由电极测定这些反应中生成或者消耗的电极活性物质，并将其转换为电信号，因此酶电极具有酶的分子识别和选择催化功能，又具备电化学电极响应快、操作简单的特点。

葡萄糖传感器：现以测定血糖的葡萄糖传感器为例，葡萄糖氧化酶电极是研究最早的酶电极。它利用葡萄糖氧化酶（GOD）催化葡萄糖氧化反应为基础，结合电化学测量技术实现对葡萄糖的检测。反应如下：

$$C_6H_{12}O_6 + H_2O + O_2 \xrightarrow{GOD} C_6H_{12}O_7 + H_2O_2$$

反应中消耗的 O_2 量或者生成 H_2O_2 量都与被测物质的浓度成正比，这样出现以氧或者过氧化氢为电子传递的酶电极。

如图 8-13 所示，用氧电极作为基础电极的生物传感器采用铂作为阴极，在阴极施加负电压，氧气透过酶膜和透气膜，在阴极发生还原反应，还原电流与氧的分压成正比，阴极上发生的电极反应如下：

$$O_2 + 2H_2O + 4e^- \longrightarrow 4OH^-$$

氧电极为基础电极的优点在于其良好的特异性，酶膜和透气膜起到选择透过作用，只有氧气能够透过到达阴极并发生反应，干扰物质必须透过这两层膜，并能在所施加

· 热点浅说 ·

糖尿病、血糖和生物传感器

目前血糖浓度的检测有 3 种方法，第一种是静脉抽血后对血样检测，采用自动生化分析仪，除了血糖的浓度外还可以同时检测出许多其他指标，如糖化血红蛋白、胆固醇、甘油三酯等，这种检测方法学要复杂和昂贵的仪器，由专业的人员操作，更重要的是需要抽取血液，增加患者痛苦，对需要每隔几个小时检测一次的患者来说更加难以承受；第二种是采取患者指尖上毛细血管中的血液，滴加在专用的试纸上，然后在微型设备中读取检测结果；第三种是运用生物传感器的无损检测，在检测时尽量不刺破或者极少刺破人体组织，主要包括电磁波检测、血糖体液提取和直接动态检测等。这类方法如果检测的结果比较准确可靠，可以长时间实时检测患者血糖浓度变化，并且不会给患者带来痛苦，更加受患者和临床医生的欢迎，是血糖检测的未来发展方向。

电磁波检测主要是根据电磁波与血液中葡萄糖相互作用进行检测，这种方法受个体之间差异影响较大；血糖体液提取法检测就是将微电流作用于皮肤上，皮下钠离子和部分体液导出，与此同时葡萄糖分子也会导出，导出液体中葡萄糖浓度与血液中葡萄糖浓度成比例，从而确定血糖浓度；直接动态血糖检测就是将一根电化学酶电极植入皮下脂肪层中，电极上固定着葡萄糖氧化酶和电子介体，皮下脂肪层的细胞间液中的葡萄糖浓度发生变化时，电极上就会出现电流波动，电流变化的数据被患者腰间佩戴的记录仪存储起来。细胞间液中的葡萄糖浓度与血糖浓度密切相关，因此该方法可以记录下血糖浓度。

直接动态检测精度比较高，可以连续工作 72 h，极大减轻患者痛苦，如果与胰岛素注射泵联合使用，可以灵活快速调节患者血糖。这是目前运用比较成功的生物传感器。

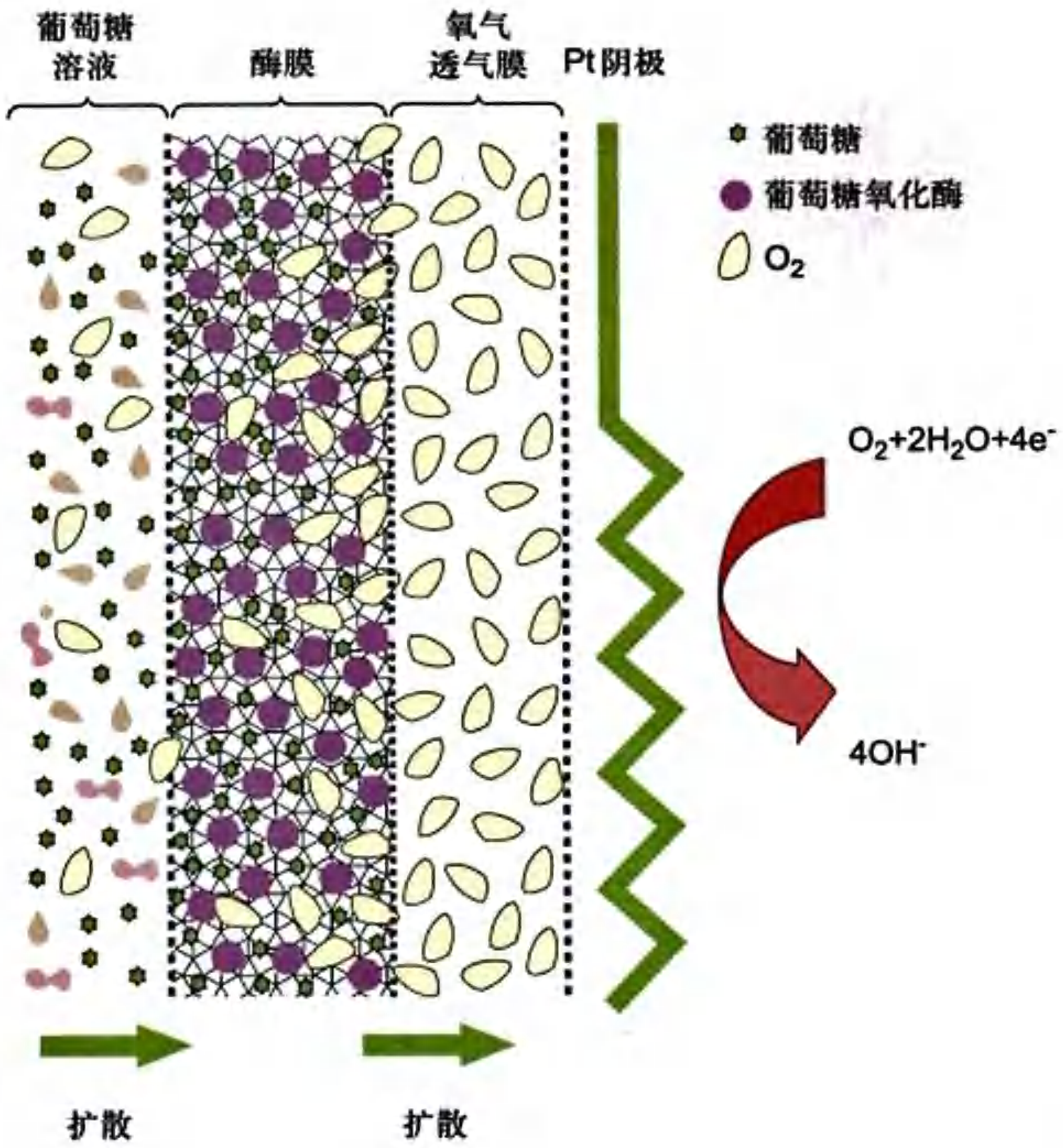


图8-13 葡萄糖氧化酶电极示意图（氧检出方式）

的电压条件下发生反应才能干扰。同时，由于透气膜和酶膜分开，使得酶的特异性不会因为氧电极电解产物受到损害。缺点是容易受周围环境中氧的分压变化影响，起始电流比较大，故灵敏度较低。

另一种常用的测定葡萄糖浓度的检测方法以 H_2O_2 电极作为基础电极，一般为阳极。葡萄糖氧化后生成的 H_2O_2 扩散至传感器的电极处，施加一定的正电压下 H_2O_2 发生氧化反应，输出电极电流与 H_2O_2 成正比，从而可以检测被测底物的浓度。阳极上发生的电极反应如下：

$$H_2O_2 \longrightarrow O_2 + 2H^+ + 2e^-$$

这种方式的起始电流小，灵敏度也高，比氧电极制作的葡萄糖生物传感器高数个数量级，并且不受 O_2 干扰。但是采用 H_2O_2 电极作为测量电极时需要施加比较高的电压，其他干扰的物质如抗坏血酸在这样的条件下也很容易氧化，从而对测量产生干扰。

8-13 各种酶电极

（二）免疫传感器

免疫传感器就是利用生物体内抗原－抗体之间特异性反应来实施微量物质的测定，是一种高灵敏度、高选择性生物传感器。通过调节溶液的 pH 或者离子强度，可以促使抗体与抗原结合的逆向反应，所以免疫传感器可以再生。

8-14 免疫传感器

免疫传感器分为非标记免疫传感器和标记免疫传感器。

1. 非标记免疫传感器

在分子检测中无需对抗原或抗体进行标记，固定在传感器上的抗体可与待测物质中的抗原直接结合，并产生可测信号（图 8-14）。非标记法由于省去了繁琐的标记和分离过程，在分析测试过程中更加方便（表 8-4）。

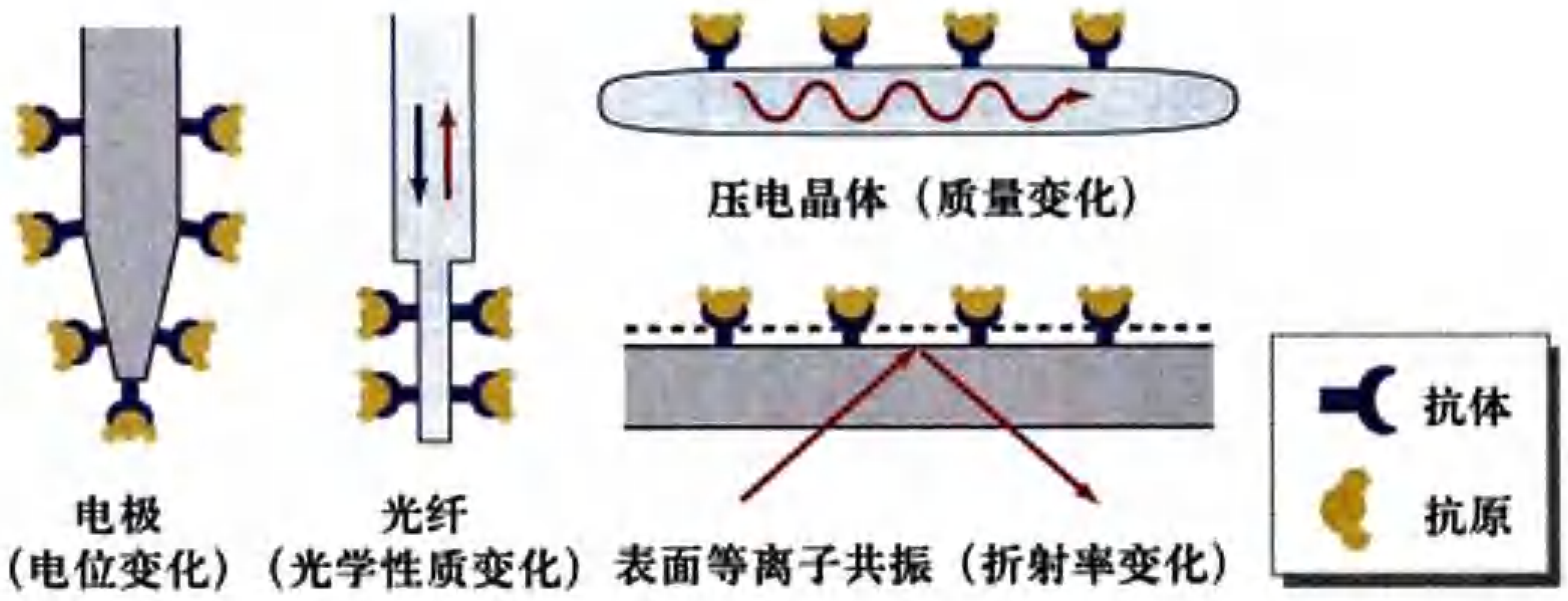


图8-14　非标记免疫传感器原理

表8-4　非标记免疫传感器的应用

免疫传感器	受体和电极	测定方法
糖传感器	刀豆球蛋白 A/PVC/Pt 电极	电极电位测量
梅毒传感器	心肌磷脂 / 乙基纤维素	膜电位测量
白蛋白传感器	抗白蛋白抗体 / 乙基纤维素复合膜	膜电位测量
血型传感器	血型物质 / 乙基纤维素膜	膜电位测量
hCG 传感器	抗 hCG 抗体 /TiO_2	电极电位测量

2. 标记免疫传感器

标记法是指在检测过程中，除了固定化的抗体和待测物质中的抗原发生作用外，还需要加入定量的已经标记的物质来实现可测信号转换（图 8-15），常用的标记物有酶、荧光物质等，标记法主要分为竞争法和夹心法（表 8-5）。竞争法是将标记的抗原与样品中待测的抗原一起参与固定化的抗体竞争结合；而夹心法是先将抗原与固定化的抗体结合后，再与标记过的抗体结合。

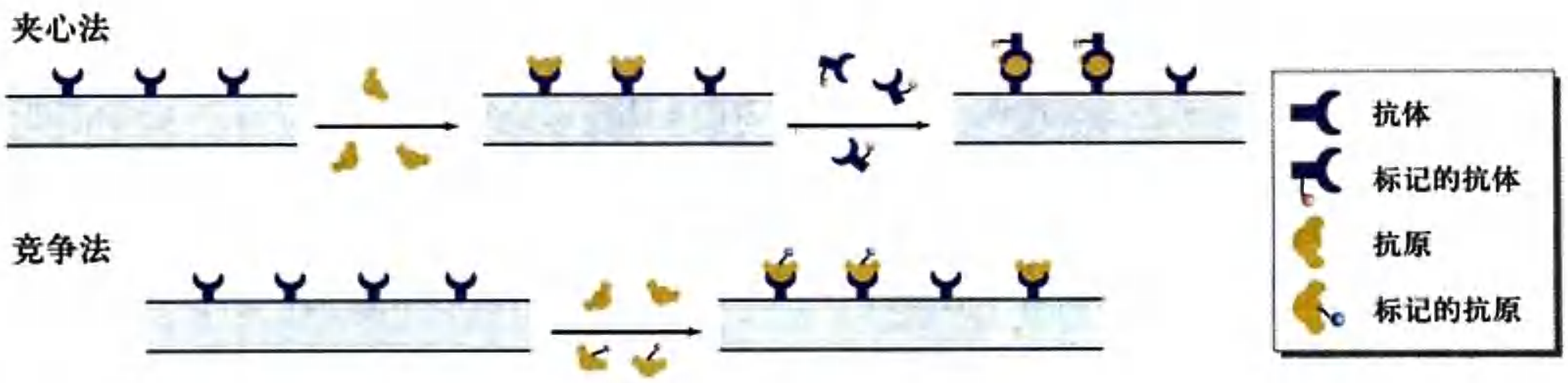


图8-15　标记免疫传感器原理

（三）DNA 生物传感器

目前大多数 DNA 生物传感器对特定 DNA 序列及其变异的识别，严格遵守碱基 C 与 G、碱基 A 与 T 配对的原则，并将这种相互作用转换为可检测信号。将已知序列的 DNA 单链固定制成生物敏感膜，与待测样品中的目标 DNA 杂交，信号转换元件将杂交过程转换为电、光、声等可测的物理信号。

DNA 生物传感器为核酸杂交快速检测提供了一种新的途径，除了可以对特定序列

表8-5　标记免疫传感器的应用

免疫传感器	受　体	测定方法
IgG 传感器	抗 IgG 膜（过氧化氢酶标记）	竞争法，夹心法
IgM 传感器	抗 IgM 膜（过氧化氢酶标记）	夹心法
白蛋白传感器	抗白蛋白膜（过氧化氢酶标记）	夹心法
hCG 传感器	抗 hCG（过氧化氢酶标记）	竞争法，夹心法
AFP 传感器	抗 AFP（过氧化氢酶标记）	竞争法，夹心法
HB 抗体传感器	抗 HB（过氧化氢酶标记）	竞争法，夹心法

DNA（目标基因）的检测外，还有望开展 DNA 的非特异性检测，如 DNA 存在与否、含量多少和片段大小等；研究 DNA 分子的理化特性；甚至可以研究某些物质（如致癌物质、抗癌药物等）与 DNA 的相互作用，用于诱变剂的筛选和检测等。

8-15　各种DNA传感器

三、生物传感器的发展趋势

自 1962 年 Clark 最先提出酶电极技术后，随着生物技术、微电子技术、物理学及化学等学科的发展和相互渗透，生物传感器出现迅速发展的态势，新的传感原理、新型敏感材料和新的加工工艺都对生物传感器的发展起到极大的推动作用。例如，压电材料的压电效应产生了压电生物传感器，光纤低损耗和良好屏蔽效应催生了光纤生物传感器，半导体材料和加工工艺制造出基于离子敏场效应管生物传感器。生物传感器呈现出极为丰富多样的发展新趋势。

8-16　生物传感器发展的新趋势

- 纳米技术与生物传感器结合——不仅提高和改善生物传感器的性能，研制新型的纳米器件可望诞生实现人体在线实时无损动态测量的新型纳米生物传感器。
- 先进的光刻技术、蚀刻技术、微电子技术等引入到生物传感器，出现微型生物传感器阵列，可实现多参数同时测定。除了基因芯片外还出现许多新型生物传感器阵列，如基于电化学电极构成的生物传感器阵列、光纤构成的光纤生物传感器阵列、压电晶体构成的压电晶体生物传感器阵列等。
- 设计分子生物传感器，针对极微量（10^{-12}g）的神经递质和调质的实时在线检测，将极大推动对大脑活动的研究，并能了解功能生物大分子的变化规律，结合先进物理和技术手段，进一步研究心理活动，从而对神经疾病的研究和治疗、心理活动乃至整个社会科学的研究都产生深远的影响。

第五节　生 物 能 源

煤、石油和天然气资源日趋枯竭。对生物能源（bioenergy）开发和利用的研究，愈益得到人们高度的重视。能源植物是生物能源中的主要部分，此外，生物能源还包括动物油（如蛹油、鱼油、鲸油等），以及利用微生物开发的能源（如沼气发酵、乙醇发酵）等等。

一、植物能源

植物是世界上最丰富的可再生能源资源。最直接的利用是柴草燃烧取能，目前人们仅用其产量的 1% ～ 3% 作为能源，提供了大约世界能耗的 15%。目前世界上大约有 15 亿人靠烧柴草生活，主要在发展中国家；我国约占一半。中国每年消耗的柴草燃料可折成 2.5×10^{11} kg 标准煤，如能合理利用，将发挥更好的效益。

8–17 各种能源植物

人们把树汁中含有类似石油的碳氢化合物的植物称为能源植物。可供开发利用的能源植物种类繁多。

各种植物所含油类，有的可直接作为能源使用，大多数需通过单脂化处理后作柴油使用或与柴油、汽油混合使用。单用植物油或植物油与柴油混合作为燃料，具有极大的发展潜力，但也存在一些问题，如黏性过高，汽缸和油嘴里的碳沉积过多等等，有待于进一步的研究加以解决。

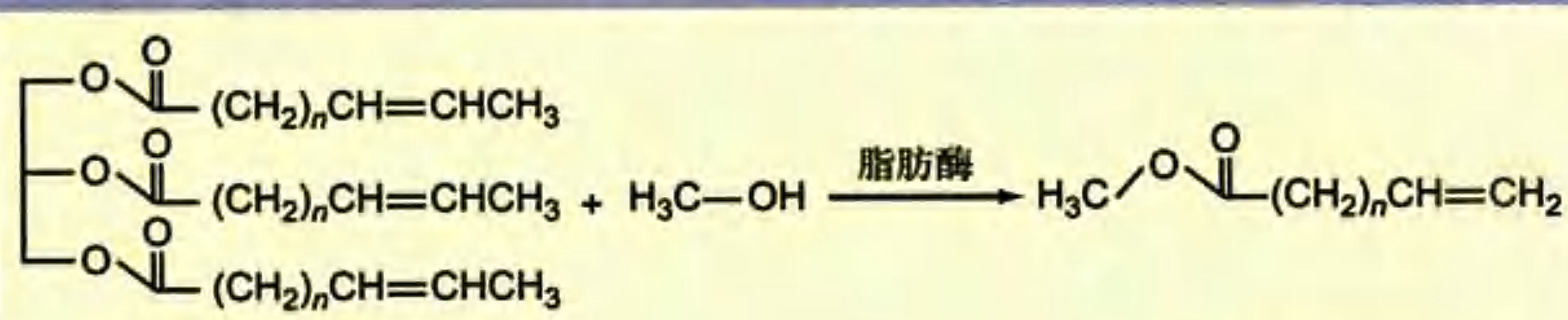
二、生物气体燃料——沼气

将人畜粪便、作物秸秆、生活垃圾、有机废水等和活性污泥一起，堆积在沼气池进行生物发酵，产生沼气，是生物能源利用的一种好的形式。沼气中含有甲烷、氯气、硫化氢、一氧化碳、二氧化碳等多种气体，其中甲烷的含量大约为 65%。甲烷是一种

· 热点浅说 ·

生物柴油

生物柴油（biodiesel）作为一种优良的生物替代能源，是以含油植物如大豆、花生、油菜籽、玉米、棉籽、葵花籽、小桐籽、光皮树、黄连木、芒属作物、工程藻类等和动物油脂如猪油、牛油、鱼油等以及废食用油为原料生产的清洁可再生能源。与其他替代能源相比，生物柴油具以下优点：① 以动植物油脂为原料，可再生。② 由于植物生长过程中所吸收的二氧化碳与生物柴油燃烧过程中所释放的二氧化碳相当，因此使用生物柴油不会造成温室效应。③ 燃烧后对环境友好，生物柴油一般不含硫，其大量使用不会形成酸雨。④ 分子内氧含量高达 11% 以上，便于微生物降解，生物降解率可达 98%，降解速率是石油柴油的 2 倍以上，可大大减轻意外泄漏造成的环境污染。⑤ 使用生物柴油无需对现有的柴油发动机作任何改进，节约成本。⑥ 安全性能较好，闪点高，十六烷值高，燃烧性能优于普通柴油。



天然油脂（n=14）　　脂肪酸甲酯（生物柴油）

脂肪酶催化合成生物柴油

可以燃烧的气体，它的蓝色火焰可达 1 400℃的高温。沼气用作生活燃料，热效率可达 60%，比秸秆直接燃烧的热效率高 6 倍左右。而且沼液、沼渣可喂鱼，也是优质的有机肥料（除含有氮磷钾以外，还含有许多腐殖质）。沼气发酵和利用，大大减轻生态压力，缓解广大农村为了获取柴草而破坏森林和植被的矛盾，改善农村的生态环境。图 8-16 是农村沼气池示意图。

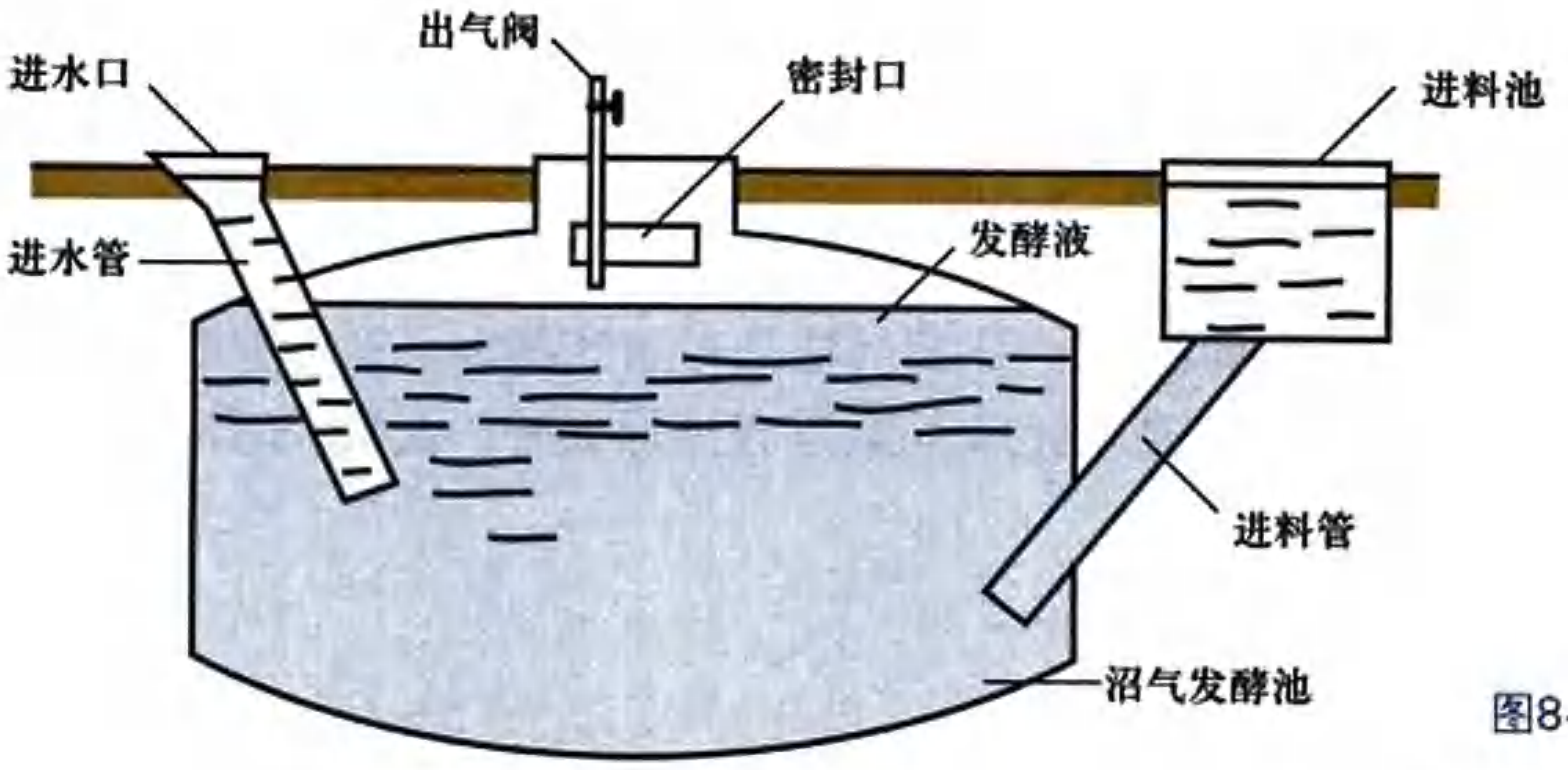


图8-16　农村沼气池示意图

（一）沼气发酵过程

1. 沼气发酵的 3 个阶段

（1）液化期

沼气发酵原料中的有机物质被一些微生物降解，其中纤维素、半纤维素、淀粉等分解为单糖或双糖，蛋白质分解为多肽和氨基酸，脂肪分解为甘油和脂肪酸等。

（2）产酸期

产酸菌分解糖类及淀粉类化合物，生成低分子的挥发性有机酸如醋酸、乳酸、丙酸等，pH 下降至 5 ～ 6，促进发酵原料分解。

（3）产气期

在严格无氧条件下，低分子有机酸分解为甲烷和二氧化碳等，此时，发酵液 pH 升至 7.2 ～ 7.4。

2. 提高沼气产率的关键点

（1）搅拌

沼气发酵中如不搅拌，上层发酵液因水分蒸发而逐渐变硬，形成“结盖”现象，有碍发酵的进行，其结果是沼气产量减少。据测验结果，搅拌发酵的产气率较静止发酵高 35%。

（2）有毒物质

沼气池中有毒物质不应超标。

（3）维持适宜的温度

中温菌为 30℃，高温菌为 50 ～ 60℃，农村的沼气池没有调节温度的设备，一般可将沼气埋存地下或在保温坑道下，以便保温。大型沼气池内部可以安装蛇管，利用太阳能将水加热，通入管中，提高发酵液温度。中温发酵适于一般农村之用，高温发酵适宜高温废水的工厂，高温发酵所能处理的原料和产生的沼气，比中温发酵约多 2 倍。

（4）维持适宜的 pH

当消化情况良好时，槽里的 pH 为 6.8 ～ 7.2。如 pH 太低可加石灰中和。

（5）营养源

一般碳氮比为 10 ～ 20，但氨态氮质量分数超过 3×10^{-3}，对发酵有碍。$CaCO_3$ 质量分数达 2×10^{-3} 时也有碍发酵。

（6）活性污泥浓度

活性污泥浓度对发酵效率有很大影响。污泥浓度增加则有机物的分解也加快。

（7）压力

沼气池内应维持适当的气体压力，不可太高，太高会影响产气。

（8）病态沼气池的防治

当沼气池不产或少产气时，应即检查：① 沼气池是否漏气漏水；先查管道阀门与导气管连接处等，再查池身。② 原料是否耗尽。③ 是否添加太酸、太碱或对沼气产生菌有毒的物质。④ 是否温度太低。

（二）沼气发酵的优点

（1）综合利用

可用沼气代替柴和煤，煮饭、烧水，也可以用沼气代替柴油、汽油开动内燃机，还可以建造沼气发电站把生物能转换成电能利用。沼气本身还是宝贵的化工原料，用它可以生产三氯甲烷、四氯化碳等产品；又是塑料、纤维、橡胶、染料的原料之一。

（2）一举多得

粪及稻草等农业副产品除含氮磷和钾外，尚含有碳、氢等元素。农村在使用这些肥料时必须在粪坑内沤烂，才能用作肥料，在沤烂期中碳、氢元素白白浪费。将这些肥料放在沼气池里，密闭发酵，则碳、氢元素变为沼气，而氮、磷、钾等营养元素不变，正是一举多得。

（3）消除病害

粪便中所含病原菌需要空气才能存活；在沼气池中隔绝空气的情况下，很快死亡；粪便中的虫卵亦被杀死。

（4）处理污泥

应用活性污泥法处理城市污水及工业废水余下大量污泥，虽可充肥料，但因生物化学含氧量（BOD）较高，对农作物不利，如果先将污泥集中起来进行沼气发酵则可得大量甲烷，以供发电之用，而余下污泥的肥效更大。

三、微生物在能源开发中的应用

（一）乙醇发酵

8-18 不同类型乙醇发酵

经微生物发酵生产的乙醇可为汽油代用品。许多原料可供发酵制造乙醇：

① 含糖的基质　由甘蔗或甜菜制糖时所留存的残渣、甜菜、水果及果实汁液，这些基质一般不糖化就能应用。

② 含淀粉基质　所有的谷物类（特别是黑麦、大麦、小麦、燕麦）、高粱及小米、玉米、米糠、马铃薯、甜菜渣、甘薯及其他含糖产物，这些基质在发酵前必须先用麦芽或霉菌淀粉酶糖化。

③ 纤维和半纤维基质　稻草、麦秆、麦皮、蔗渣、玉米芯及木材、废纸等，这些

基质应首先水解，再发酵。

按照原料基质的不同，制造方法也各不相同。

（二）微生物制氢

氢气是一种极为理想的清洁燃料，它在燃烧过程中除释放出能量外，废物只有水，不会造成环境污染。利用厌氧细菌、兼性厌氧细菌等细菌，对草、作物秸秆等进行发酵，能够产生氢气。

由葡萄糖生成的丙酮酸经下列两个代谢途径而产生氢气：

① 由丙酮酸直接脱氢而生成氢气　与细菌色素有关的专性厌氧菌（如梭菌）是按图 8-17 而生成氢气的。

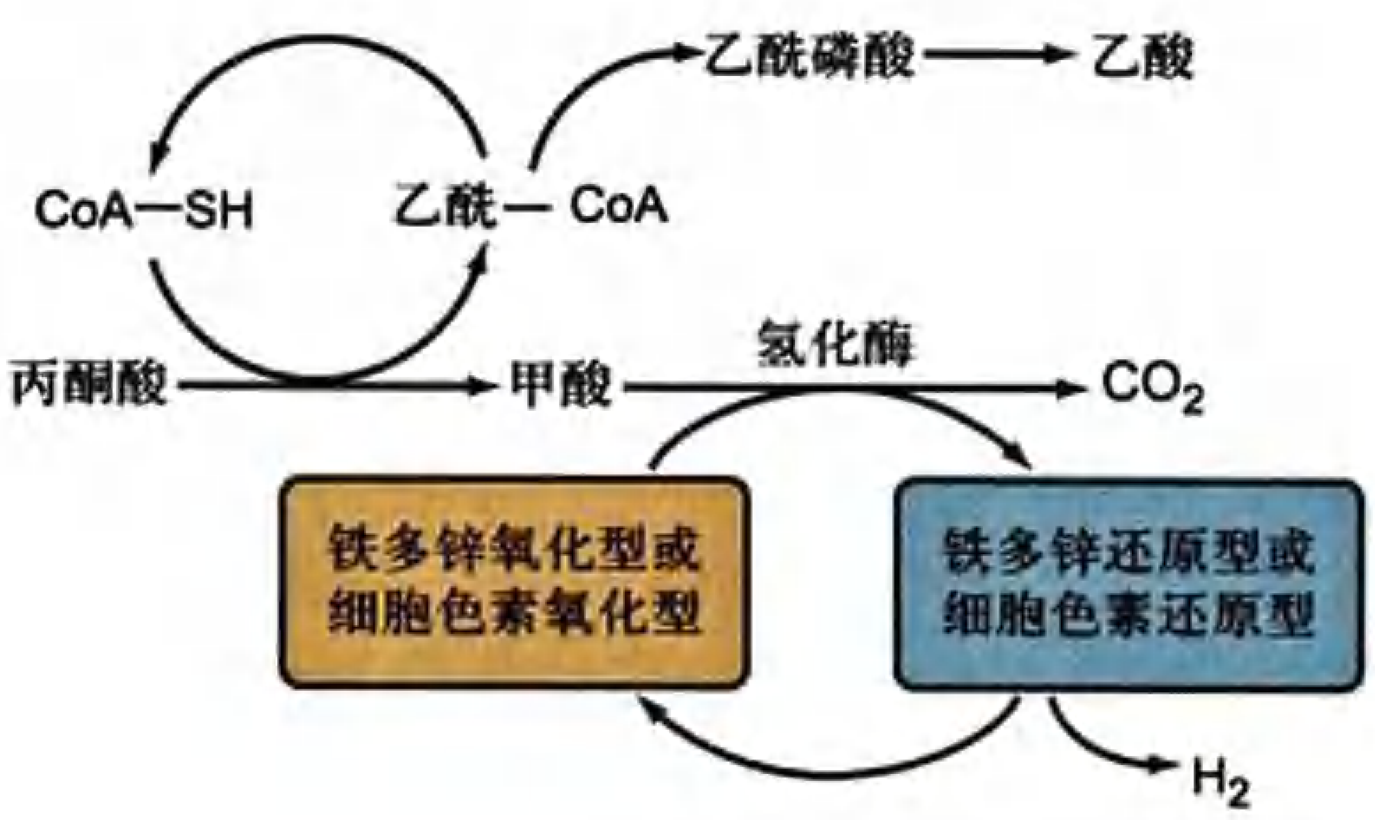


图8-17　由丙酮酸生产氢气的反应过程

② 由丙酮酸变为甲酸后再生成氢气　大肠杆菌等兼性厌氧菌、脱硫弧菌等与细胞色素有关的专性厌氧菌和深红螺菌等光合细菌以及与细胞色素无关的专性厌氧菌，是经甲酸而生成氢气的。

在两种系统中，1 mol 丙酮酸均可产生 2 mol 氢气。氢产生菌产生氢气的最终阶段借助于氢化酶。氢产生菌分为：含有以含铁氧化还原蛋白为电子传递物质的氢化酶的菌和含有以细胞色素为电子传递物质的氢化酶的菌两大类。

（三）微生物电池

微生物电池的种类颇多，以生成物反应型微生物电池最实用。此型是利用微生物代谢产生的电极活性物质（氢等）通过电极氧化后获得电流，将此微生物配成燃料电池，即为微生物电池。

8-19　处于实验阶段的燃料电池

（四）微生物在石油勘探和开采中的应用

在石油勘探和开采的各个环节，微生物及其发酵产品有着广泛的应用。

1. 勘探

深藏在地下的石油，或其分解产物，或多或少地会渗升到表土。地球表面出现的少量油气，经常可导致发现有工业开采价值的油层。人们发现，在油田的地表面上，有些微生物能利用烃类生长繁殖，微生物生长繁殖的数量与地下的贮油量成一定的比例关系。因此，可利用以烃类为营养的微生物，作为地下贮油量的一个标志，并综合其他技术措施进行石油勘探。

2. 开采

油井开采第一次采油，依赖自然排放力，采取的油量仅为原贮藏量的 10% ～ 50%，平均约为 25%。进而是采用注水、注气（加压）的第二次采油，采油量虽有提高，但

仍仅为贮藏量的 30% ～ 35%。第三次采油的方法，大多是人为地改变油层的压力、温度、黏性等参数，以抽提出更多的原油。微生物菌体或其发酵产物在石油开采的第二、三次采油中广为应用。

① 将混合有细菌的培养物连同含有一定比例糖蜜等营养成分的培养液注入油层　关闭注水井，随着细菌的生长活动，一方面降低了原油的黏度，使黏稠的石油能流动，另一方面发酵所产生的气体（如氢气等）改变了油层的压力，可以使“枯竭”的油层增加产油量。

② 将微生物发酵产品多糖等生物高聚物或生物表面活性剂注入油层　最具代表性的是注入黄原胶，一种微生物发酵得到的水溶性胶体多糖，具有增黏、稳定和互溶等优良特性，用它稠化水，即作为注水增稠剂，注入油层驱油，可改善油水的流度比，扩大扫油面积。应用黄原胶，可使石油的采收率提高 9%～ 29%。

3. 炼油

在微生物的大家族中，有一部分成员能利用石油中的某些成分作为它们进行生长繁殖的营养物质。因此，把这些微生物用于炼油。例如，酵母菌中的解脂假丝酵母和拟圆酵母、霉菌中的粉孢霉菌、放线菌中的诺卡氏菌等，都可以利用石油中蜡质作为自己的营养物质。因此，可以利用这些微生物脱去石油中的蜡质，生产出航空汽油、高级柴油、变压器油和多种机油。

第六节 海洋生物工程

一、海洋生物资源

1. 海洋是食物和药物的宝库

全球海洋面积共约 $3.6 \times 10^8 km^2$，占地球表面积 71 % 左右。海洋中蕴藏着丰富的生物资源。据统计，有 15 万～ 20 万种动物和 1.35 万种植物生活于海洋中，生物资源总量约有 2.0×10^9 t，具有为人类提供食物、医药和能源的巨大潜力。

海洋植物资源种类繁多。有人预计，深入开发利用，海洋将成为人类的“第二粮仓”。

海藻是海洋植物的主体，有 20 000 余种，目前可作为食品的海藻有 100 多种。只要把近海海域自然生长的海藻加工成人类的食品，其年产量相当于目前世界小麦总产量的 15 倍；如果将藻类、浮游生物都纳入食物范围，海洋可养活 300 亿人口。再如，1 km^2 水面所养殖的海藻经加工后可提取 20 t 蛋白质，相当于 40 km^2 耕地年产大豆所含的蛋白质含量。微藻是当前食品开发的重点之一，它富含蛋白质、脂肪、糖类和矿物质等营养成分。例如，小球藻蛋白质含量高达 60%，螺旋藻高达 71%，其他如衣藻、扇藻等蛋白质含量也在 30% 以上。

海洋生物中还具有许多能够改善人类生存质量和征服人类所面临的各种疾病的生物活性物质，这些物质对提高人类的健康水平，有极其重要的作用。

2. 深海资源

深海生物资源也越来越受到各国政府的重视。早在 1977—1979 年，美国、法国和

墨西哥联合科研小组利用载人潜水器（Alvin）对加拉帕戈斯裂谷（ Galapagas Rift）和 21° N 东太平洋海隆的顶部进行考察，第一次报道发现海底热泉生物群落，从此海洋生物的研究翻开了新的一页。1984 年，美国制定了海底火山考察计划（VENTS Program），在对温度高达 400℃的海底火山喷发物的研究中发现，几乎所有的热泉周围都存在着生命。2001 年，科学家们发现在寒冷的北冰洋水面下从格陵兰岛北部到西伯利亚纵横 1 770 km^2 的 Gakkel 屋脊（全球海屋脊中最深及最遥远的地方）中也存在着深海热泉及热泉生物，这一发现进一步表明深海热泉生物在地球上存在的广泛性。

8-20 海洋动、植物资源

深海生物基因和酶资源已成为具有巨大商业开发前景的深海资源之一，目前国际上深海生物基因资源的开发应用已经带来数十亿美元的产业价值，深海生物产业被称为蓝色海洋的朝阳产业。

3. 我国海洋资源的开发利用

我国海域辽阔，渤海、黄海、东海、南海，海域面积超过 300 km^2, 拥有 6 500 多个大小岛屿，海岸线跨越热带、亚热带和温带，海洋生物资源十分丰富，使我国成为世界上 12 个生物多样性的国家之一。我国海洋生物种类达 20 000 多种；在我国近海已发现具有药用价值的海洋生物达 700 多种，可见，在我国海域发展海洋生物工程有着巨大的潜力。国家科技领导小组于 1996 年 7 月正式批准了“海洋高技术研究计划”（简称海洋 863 计划），将海洋生物工程列为该计划的三大主题之一，使我国海洋生物工程迎来了前所未有的发展机遇。“十五”期间，中国大洋矿产资源研究开发协会（COMRA）组织有关部门（国家海洋局）专家对“深海生物的分子生物学及其应用研究”进行了立项论证，标志着我国深海生物基因资源的探索性研究工作的启动。

二、海洋生物工程

以现代生命科学知识为基础，将现代先进的生物工程手段用于开发与利用海洋生物资源，称为海洋生物工程（marine bioengineering），或海洋生物技术（marine biotechnology），是当今最具发展潜力的高新科技和产业之一。

8-21 海洋生物工程发展迅猛

1. 海水养殖

（1）海水养殖农牧化

建立在高新生物工程基础之上的现代化的“海洋农牧场”，其发展的主要内容是对养殖对象进行品种培育和改良，对“牧场”实行微机化管理和人工改造。研究重点包括：海洋渔业、海藻种养殖、海洋动物的采捕和养殖、水产品加工以及陆生耐盐植物的海水灌溉等方面。

我国人多地少，发展海水养殖农牧化，将是解决粮食问题的重要途径。我国海产养殖业发展很快，先后经历了海带、贝类和虾养殖 3 次海产养殖大浪潮。前些年我国海产养殖的产量增加，主要靠养殖面积增加，随之而来的是品种退化，病害威胁，产品单一和单产量低等不利因素困扰着我国海水养殖业。1993 年虾病爆发，产量从世界首位降至第五位，直接损失数亿元人民币。因此，要使海水养殖业全面持续发展，一定要有一个良性的人工生态系统、优良的“种子”资源和科学的饵料与养殖环境。

随着人们对粮食、淡水、环境问题的关注，对海岛和滩涂、荒漠和盐碱地的开发愈益显示出其重要意义。我国耐盐植物的资源丰富，沿海大约有 115 科、600 余种具有经济价值的耐盐植物，其中药用植物 400 多种、油料植物 50 余种、饲料草生植物 150

余种，它们可分别用于油料、药物、饲草和纤维等原料的来源。

（2）生物技术育种育苗产业

养殖品种的良种化是水产养殖极为重要的环节，定向创造抗病、优质、高产海水养殖、种植的动植物新品种是海水养殖业发展的根本。作为海洋生物技术的重要内容，细胞工程、染色体组工程和基因工程技术已被用于培育优质、高产、抗病毒、抗逆性好的养殖新品种。例如，针对名贵鱼贝类养殖周期长，成本大，风险高等问题，生长激素基因、抗冻基因和抗病基因等成为研究的热点，以期培育出快速生长、抗病毒的鱼虾贝藻新品种。

由抗冻蛋白启动子和大鳞大麻哈鱼生长激素 cDNA 组成的外源基因可以显著地加速大麻哈鱼和大西洋鲑的生长，平均体长达到对照组的 3 ～ 5 倍，在早期生长阶段甚至达到 10 ～ 30 倍。这些转基因大麻哈鱼的第二、第三代同样生长加快，并提前一年适应由淡水转入海水。在转入了红大麻哈鱼生长激素基因和金属硫蛋白启动子构成的外源基因的银大麻哈鱼中，其血清中生长激素的水平高了 50 倍，外源基因明显地刺激了个体的生长。

采用转基因技术以增强鱼体对病原的抵抗力成为近年来研究鱼类病害的一个重要的领域，广谱抗菌酶和抗菌肽的基因转入，以及 DNA 疫苗在防止鱼类病害中显示出很好的作用。例如，将溶菌酶基因转入虹鳟体内，以求对付革兰氏阳性菌的入侵。DNA 疫苗主要是通过在鱼体中注射编码细菌外膜或病毒衣壳蛋白的 DNA，使鱼体内可以表达这些特异性蛋白质并诱导抗体的产生。给大西洋鲑注射由巨细胞病毒启动子（pCMV）和感染性造血坏死病毒糖蛋白基因构成的质粒，注射后 8 周再接受病毒感染时，鱼体已显示具有一定程度的抵抗性，这种抵抗性可持续 12 周，表明最初注射的病毒蛋白基因已诱导体内产生了抗体。

我国在单倍体海带、紫菜和裙带菜等藻类的育种方面，已取得了实用性成果。对虾的三倍体诱导技术和转基因鱼类的培育技术达到了世界先进水平，部分转基因鱼类已传递 4 代，正向实用化迈进。贝类多倍体育种共作也取得了重大突破。

综上所述，21 世纪，海洋生物技术在优良品种培育方面的应用研究，将成为发展最快的领域之一，并将形成相应的工厂化、自动化、高技术、高回报率的全新育种育苗产业并逐步取代传统的鱼苗产业。

（3）生物技术饲料产业

饲料（饵料）产业是海洋养殖的重要环节。生物技术可以将海洋生物的免疫基因、抗病毒基因和生长激素基因等转移到作为饲料的微生物体内，用以产生免疫、抗病和促生长物质。用含有鱼类生长激素的工程菌作为饲料添加剂来饲养的鱼苗，体重增加比不添加工程菌的对照组加快了 35% ～ 135%。随着海洋生物工程的发展，构建工程菌种类的增多，将逐渐形成全新的免疫饲料，抗菌、抗病毒饲料，天然生长激素饲料等系列生物技术饲料产业。

此外，发展用于养殖种苗的、高纯度活饵料的高密度、大规模培养技术，实现开口（活鲜）饵料的稳定、连续供给，即通常所谓的“饵料工程”，是保证海水养殖成功的最基本要素。海洋微藻作为活鲜饵料的巨大潜力，已引起人们极大重视。开发以微藻为主的高效、全价系列饵料，同时注意提高饵料生产的技术水平；开发饵料配方优化技术，开发低残留、低分解饵料的制备技术等已是海洋生物工程研究

8-22 海洋微藻

的重要领域之一。

（4）海水养殖病害综合防治产业

随着海水养殖业的快速发展，病害已经成为主要瓶颈之一。病害控制是海水养殖业可持续发展的重要保证。

我国较早发生大规模爆发性养殖病害的是对虾养殖，1993 年全国对虾养殖 76%的面积发生病害，减产对虾 1.2×10^5 t，直接经济损失 5 亿元，几年来虾病一直未能得到有效控制。紧接着是 1997 年开始的黄渤海区养殖栉孔扇贝爆发流行性病害，仅山东省养殖的扇贝中便有 60%绝产，直接经济损失 15 亿元。1998 年病情进一步加剧。南方的华贵枝孔扇贝、珠母贝、牡蛎等已形成规模的养殖产业，近年来也遭到大规模爆发性病害的沉重打击。网箱养鱼的病害问题也日益凸显，病害引发的局部养殖鱼类毁灭性死亡时有发生。

海洋生物技术在海洋养殖病害综合防治方面的作用，体现在以下几个方面：

① 培育抗病抗逆品种，提高生物本身的抗病抗逆能力。

② 建立"健康养殖技术系统"，此项技术主要包括：最适宜的养殖容量，最佳的养殖品种组合，最优的饵料（包括抗病药物）配方和养殖环境净化技术，等等。

③ 建立快速有效的"海水养殖病害综合防治体系"，提倡预防为主。快速检测，快速诊断，及时供给有效药物。我国已成为能利用聚合酶链反应技术（PCR）、特异性基因探针和单克隆抗体等分子生物学方法快速诊断鱼虾贝类病毒性疾病的少数国家之一。目前，寄生虫和细菌性疾病的防治方法已比较成熟，而对病毒性疾病的治疗尚无有效药物。这个防治体系的工作，还应包括及时阻断致病过程，防止病害的传播蔓延，例如，对作为育苗用的亲鱼、亲虾进行"体检"，防止其携带病毒传染给后代。

8-23 几种常见的鱼、虾病

④ 根据区域生态特征，全面规划养殖结构。目前，我国海水养殖业中养殖结构不合理的现象非常普遍，如某海区适于某种生物养殖，其养殖生物量就会严重超过环境负荷，进行掠夺式养殖。局部海区长期结构单一的密集养殖，使生态系统能量和物质由于超支而贫乏，造成循环过程紊乱和生态失调，致使某些污损、赤潮和病原生物异常发生；由于系统中的生物种群多样性低，食物链短，生态系统的稳定性差，极易引发病害的发生。因此，在对不同海域生态环境研究的基础上，全面规划养殖种类、密度，建立科学养殖系统和工作方式，至关紧要。

2. 海洋活性物质与海洋药物产业

（1）来自海洋的生理活性物质

海洋中生活着 20 多万种生物，各国学者已从海洋生物中分离提取了 6 000 余种化合物，并证明其中 3 000 余种具有生物活性，其中很多是与陆地生物不同的、化学结构特异的活性物质。研究海洋生物活性物质的深远的意义，在于提供新药设计的分子模型、发掘药用新基因，进而人工合成新药或创造基因工程药物。

美国和日本等国开展对海洋生理活性物质的采集、培养、利用、开发等研究，以单细胞杜氏盐生藻生产 β – 胡萝卜素，以海洋细菌生产 EPA，以水华束丝藻制取石房蛤毒素等均已有报道。我国 1985 年研制成功的第一个海洋药物，治疗缺血性心脑血管的藻酸双酯钠（PSS）已投入生产，此后，研制了抗乙肝病毒新药、降脂抗栓新药"甘糖酯"等。目前已有多烯康、角鲨烯、河豚毒素、藻酸双酯钠、甘糖酯、烟酸甘露醇

等海洋药物获国家批准上市；还有褐藻淀粉硅酸酯、藻酸双酯钠、血海灵、酸性黏多糖（6- 硫酸软骨素）、文蛤片剂等一大批海洋药物及其保健品。

（2）海洋微生物是生理活性物质的重要源泉

天然药物的研究要充分注意以下 4 个因素：① 材料的稀有性。② 结构的新颖性，是新单体药物发现的起步条件。③ 功能的独特性，注意观察其作用位点和活性强度。④ 药源的可供性。

8-24 海洋生物活性物质的筛选和生产

海洋微生物恰恰兼具以上“四性”。海洋微生物种类繁多，世界海洋中总共有 200 万到 2 亿种微生物；并且，其生理活性物质结构新颖，功能独特。研究表明，海洋生理活性物质的初始来源，大部分甚至可能是全部来自低等海洋生物如藻类及其共生的菌类。由海洋微生物、海洋藻衍生物通过食物链进入其他海洋生物进而形成其他的特异生理活性物质。一些原先被认为是来自于海洋动物的重要的海洋天然活性物质，如河豚毒素及石房蛤毒素等，已被先后证明为海洋微生物的代谢产物。

美国加州大学 San Diego 分校从约 1 m 深的红树林淤泥中分离得到一株新海洋细菌，并从其培养液中发现骨架全新、活性很强的抗癌物。我国研究人员分别从极地微生物、深海微生物和嗜盐微生物中发现和鉴定了一些具有各种生物活性的天然产物，同时还获得了一些在极端环境下具有生物活性的酶类；并从红树林、海绵以及海洋沉积物的共附生微生物中，分离鉴定了抗肿瘤、抗菌以及抗心血管疾病等多种生物活性。

3. 海洋生态和环境的生物修复

现代生物技术在海洋生态环境的监测和修复中发挥越来越大的作用，下面着重介绍生物修复。

（1）海洋污染的微生物处理技术

利用基因工程和原生质体融合等生物技术，对自然海区中具有特殊功能的微生物进行基因改造或种的优化改良，开发生长速度快、降解能力高、特异性强的“超级微生物”，用于海洋污染的微生物处理。

对海洋环境和资源危害最大的是溢油事故。对海上溢油事故的处理，通常是防止扩散，先用机械或物理方法进行回收，然后用化学或生物的方法处理残油。生物方法处理的最大好处是不会造成“二次污染”。从石油烃污染比较严重的自然海区筛选具石油烃降解能力的微生物，对其进行强化培养，提高其降解能力；利用基因工程技术对其进行遗传修饰，开发降解能力强的“超级石油降解菌”用于海区石油烃的生物清除。美国采用生物技术培育的“嗜油”超级细菌，其清除油污的能力比天然微生物高上万倍。

此外，还有塑料的微生物降解技术，除草剂和杀虫剂生物降解技术，等等。目前正在研发和完善的一种生物共代谢技术，通过污染海区不同微生物类群的协同作用，再添加强降解能力的微生物，并结合添加底物等方法，达到迅速降解污染物，恢复海洋环境的目的。

污染物的酶处理技术是微生物处理的侧向发展。采用生物工程技术定向培育生产具有某种特异性酶的微生物，用于海洋污染的处理。例如，辣根过氧化物酶已试用于处理滨海滩涂的有机污染物，包括各种酚类物质。可同时结合固定化酶、固定化细胞技术、生物试剂导入技术，等等，使酶处理技术更为灵活有效。

（2）海区富营养化的生物（态）修复技术

环境污染或过度养殖使局部海区富营养化渐趋严重。通过基因工程和细胞融合技

术，对一些大型海藻，如江蓠、裙带菜、紫菜等，进行基因改造或种质改良，构建生长速度快、营养盐吸收能力强、生物量产量高并有高附加值的种类，用于修复富营养化海区，已开始见到效果。利用某些有开发价值的海洋低等无脊椎动物大量养殖，对港湾、近海滩涂等富营养化海区进行生物修复，也已见诸报道。

8-25 用生物技术检测海洋污染

以细菌、真菌和附着微藻等为主体，结合现代生物膜技术，构建具生长速度快、营养盐清除能力强的生物膜系统，用于沿海养殖废水的处理和净化等，称为生物膜环境修复技术。

（3）滨海滩涂的生态修复技术

适于滩涂生长的农作物或具高附加值的植物，可用于沿海滩涂盐碱地或湿地的生态修复。如在重金属污染区，种植杂交育种和转基因等技术培育的高效净化金属的耐旱耐盐植物，以求恢复滨海滩涂湿地的自然生态。在修复污染的沿海滩涂湿地中，运用构建的高植物油含量的转基因植物，可同时获得生物能源。

（4）赤潮生物清除技术

利用生物技术培养的细菌、真菌等微生物，生产能高效清除赤潮生物的生物絮凝剂，用于赤潮的治理，具有使用安全、方便，且无二次污染等优点。

另外，筛选能高效分解赤潮生物的寄生宿主，如细菌、病毒等，用于赤潮的治理，也是一条可能的途径。

第七节 发酵工程

一、发酵的概念

1. 什么是发酵

发酵（fermentation）这个概念最早来源于拉丁语“发泡”（fervere），这是酵母作用于果汁或发芽谷物后产生二氧化碳时而出现的现象。后来法国科学家巴斯德（Louis Pasteur）对乙醇发酵过程进行研究发现：乙醇发酵的实质，就是酵母在无氧状态下分解果汁或发芽谷物里的糖，在分解原料的过程中不仅能得到能量，而且还产生乙醇和二氧化碳。巴斯德认为“发酵是酵母在无氧条件下呼吸并取得能量的过程”。这一概念不仅适合乙醇发酵，而且也适用于乳酸发酵。

乙醇发酵过程中，酵母对果汁中的葡萄糖进行分解，获取 ATP 供酵母生长。葡萄糖经过糖酵解途径，产生丙酮酸和 NADH。在无氧条件下，丙酮酸脱羧后所生成的乙醛接受了 NADH 中的氢，生成乙醇；同时，NADH 被氧化成 NAD^+ 继续参与糖分解代谢。除酵母外，不同的微生物可将丙酮酸还原成不同的产物，不但能产生乙醇，还能产生乳酸、丙酸、丁酸、丁醇等化合物。早期的发酵都是嫌气发酵。

随着生物技术的进步，发酵产品愈益多样化，如：丙酮 - 丁醇、抗生素、酶制剂、氨基酸、核苷酸等等。参与发酵的微生物有嫌气性的，也有好气性的。在发酵过程中，有的伴随着起泡现象，有的并无起泡现象；有的是无氧呼吸，有的是好氧的不完全氧化。因此，传统的发酵定义应该扩展。现在广为接受的定义是：利用微生物在有氧或无氧的条件下的生命活动来制备微生物菌体本身，或其直接代谢产物或次级代谢产物过程

统称为发酵。

2. 现代发酵技术

发酵技术经历了由以天然发酵为主的古代发酵向以纯培养菌种为基础的现代发酵过渡的历程，而现代发酵技术更增添了通气搅拌、代谢调控和基因工程菌等因素。

8-26 发酵技术发展历程

(1) 通气搅拌发酵

英国科学家弗莱明（A. Fleming）于1929年发现了青霉素；接着，弗洛里（H. Flory）和钱恩（E. B. Chain）精制分离出青霉素（1940年）。相应地，无菌空气制备技术、通风搅拌发酵技术的解决，推动了青霉素工业化生产（1944年）。青霉素发酵的进展，标志着发酵技术的一次进步。这个阶段的主要产品有青霉素等抗生素。

(2) 代谢控制发酵

1959年木下祝郎将代谢控制用于微生物发酵法生产谷氨酸。先是无定向诱变，然后筛选从DNA分子水平上控制代谢途径的菌种，让微生物按照人的需要进行代谢。该技术的发展标志着发酵技术的又一次进步。这阶段主要发酵产品有氨基酸、核苷酸等。

(3) 基因工程菌发酵

20世纪70年代开始的基因工程技术的应用，为发酵工程技术插上了腾飞的翅膀，人们可以定向改变生物的性状和功能，创造新的“物种”，使发酵工业能够生产出自然界微生物所不能合成的产物。在今后的一段时间内，利用基因工程技术和细胞杂交技术选育微生物新菌种仍将是发酵工程研究的热点；这些新的菌种既具有微生物的生长速度快、代谢能力强的特点，又能够大量产生新加入基因控制下的产物。人们有理由期待：随着基因工程、生物反应器的设计以及发酵控制等技术的进步，必将引起发酵工业一场新的革命。

3. 发酵的特点

发酵工程与化学工程最明显的区别是，发酵过程是以微生物生命活动为基础的极其复杂的生物化学反应。发酵工程具有许多特点，主要表现在如下几方面：

(1) 微生物具备的特征

微生物具有种类多、繁殖速度快、分布广、容易培养、代谢能力强以及容易变异等特点。这些特征在发酵过程中都会不同程度地表现出来。

(2) 原料无需精制

发酵工艺用的原料，通常以糖质或淀粉质等糖类为主，加入少量的无机和有机氮源；只要不含对细胞有毒物质，一般无需精制。微生物能有选择性地摄取所需要的营养。比如，废糖蜜原料用于生产酵母、乙醇和氨基酸等产品时，只需要用水稀释并加入少量的无机盐就可用于生产，而不必进行精制。许多生产菌不能直接利用淀粉，若用淀粉质原料生产乙醇、氨基酸等，需先将淀粉转化为葡萄糖等可发酵性糖或低分子糊精。

(3) 发酵设备的选择及工艺条件的控制

以微生物为主体的生物化学反应，通常是在常温、常压条件下进行，没有爆炸危险发生，不必考虑设备防爆装置，也不必考虑耐高压容器设计。微生物的形态与高等动植物相比，相当简单，具有高度均一性，发酵反应比较平稳，反应的再现性很高。

发酵过程是由一系列复杂的生化反应组成，这些反应是在微生物自身调节下进行的。因此要求发酵罐具有能够提供微生物在最佳的条件下进行生长代谢的能力。

4. 发酵工业产品

发酵产品涉及国民经济中的许多门类，其中包括食品、药品、化工产品、能源、环境保护、石油开采等方方面面。就产品与微生物的关系而言，可将发酵分为以下几种类型：

（1）以微生物菌体生产为目的的发酵

这类产品主要代表有面包酵母、单细胞蛋白及菌体疫苗等。这类产品发酵的特点是细胞的生长与产品数量积累成平行关系，即产品数量随菌体的浓度增长。生长速率最大时期也是产品合成速率最高阶段，生长稳定期细胞浓度最大，同时也是产量最高的收获期。

（2）制备微生物酶的发酵

酶制剂有广泛的用途，最早，人们从动植物组织中提取酶，但随着酶的应用日益广泛，随着酶需求量和酶制剂品种的大增，从动植物组织提取酶已不能满足需求。微生物具有种类多、产酶多、生产容易、成本低等特点，现代工业上，酶制剂主要通过微生物发酵法生产。

（3）制备微生物代谢产物的发酵

这是发酵工业里最庞大的一族，包括初级代谢产物和次级代谢产物的生产。在对数生长期所产生的产物是菌体生长所必需的，如氨基酸、核苷酸、蛋白质等，这些产物叫做初级代谢产物。在菌体生长的静止期，某些菌体能合成在对数期里不能合成的，并且有一些特殊功能的产物，如抗生素、细菌毒素、植物生长因子等，这些产物形成与菌体生长繁殖无明显关系，人们把这类产物叫做次级代谢产物。无论是初级代谢还是次级代谢产物，都具有很高的经济价值。

（4）利用微生物生物转化的发酵过程

微生物的生物转化作用是发酵的一种特殊形式，它既不把微生物菌体作为产品，也不生产其代谢产物，而是利用微生物细胞具有的一种或几种酶作用于一些化合物的特殊基团或部位，使这些化合物变成具有特殊用途和经济价值的产品。利用微生物进行生物转化，具有条件温和、专一性强等特点。常用的生物转化反应包括：脱氢、脱羧、脱水、脱氨、氧化、羟化、氨基化、异构化等。目前，最具经济价值的生物转化是甾体转化。

二、发酵机制

在正常的微生物活细胞中，每种物质的代谢都有其严格的调控机制，终产物和中间产物不会过多积累，如果要得到某种代谢物大量积累的菌株，必须改变原有的代谢格局，并建立新的调控机制，才可能达到预期的目标。因此，对于以代谢产物为目的的发酵，能否打破原来正常的调控机制（可能是最适合生长的代谢），建立人为控制的（或部分可控制）代谢调控就成了生产菌生产性能优劣的关键。

1. 以黄色短杆菌生物合成赖氨酸为例剖析发酵调控

近来，许多微生物的生物代谢途径逐渐被阐明，人们有可能改造微生物的代谢途径，以求过量积累某一代谢产物。黄色短杆菌生物合成赖氨酸的发酵调控就是一个例子。在黄色短杆菌中，天冬氨酸激酶是赖氨酸和苏氨酸合成途径中的关键酶。它是一个变构酶，具有两个变构部位，可以分别与终产物赖氨酸和苏氨酸结合，其活性受赖氨酸

和苏氨酸影响。当只有一种终产物（如赖氨酸或苏氨酸）过量，并与酶结合时，酶活性只受部分影响；当两种终产物（赖氨酸和苏氨酸）同时过量，同时与酶的两个变构部位结合时，酶活性被完全抑制（表 8–6）。

表8–6　黄色短杆菌的天冬氨酸激酶受赖氨酸和苏氨酸抑制情况

添加物	添加量 /mmol	酶活比 /%
无	0	100
赖氨酸	1	80
赖氨酸	5	45
苏氨酸	1	88
苏氨酸	5	65
赖氨酸和苏氨酸	各 1	6
赖氨酸和苏氨酸	各 5	1

这种分支代谢途径中的几个末端产物同时过量时才能抑制共同途径中关键酶的调节方式，称为协同反馈抑制。如图 8–18 所示，在代谢途径的第一个分支点，由于高丝氨酸脱氢酶的活性比二氢吡啶 –2，6– 二羧酸合成酶的活性高，所以代谢优先向合成高丝氨酸方向进行。在第二个分支点，琥珀酰高丝氨酸合成酶的活性比高丝氨酸激酶高，代谢优先向合成甲硫氨酸（蛋氨酸）方向进行。当甲硫氨酸过量后，阻遏琥珀酰高丝氨酸合成酶的合成。代谢流转向合成苏氨酸方向。异亮氨酸过剩反馈抑制苏氨酸脱氢酶，积累苏氨酸，苏氨酸过剩反馈抑制高丝氨酸脱氢酶的活性，使代谢流转向合成赖氨酸。赖氨酸和苏氨酸同时过剩，协同反馈抑制天冬氨酸激酶使整个途径停止进行。

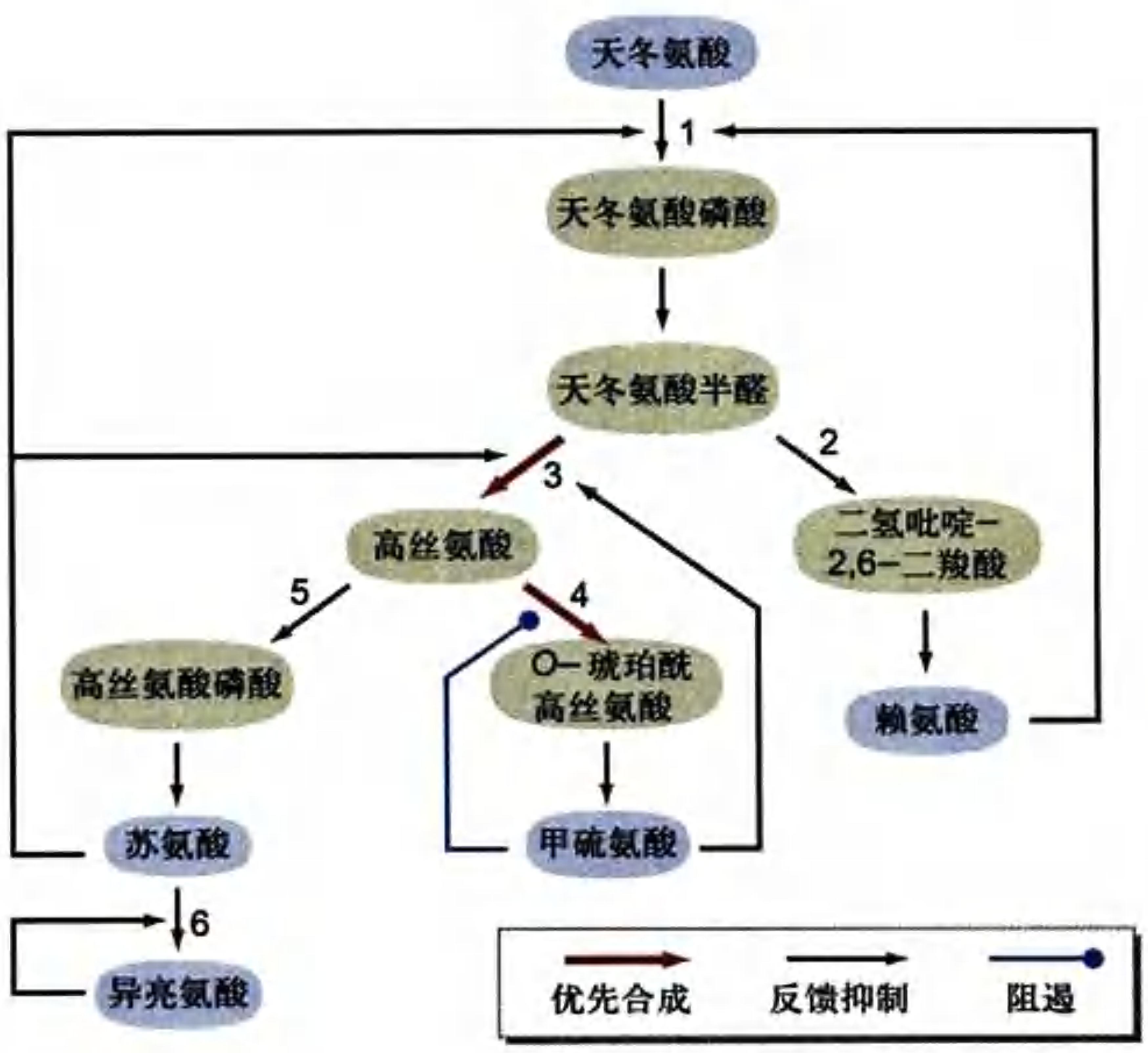


图8–18　黄色短杆菌生物合成赖氨酸及调节机制　1.天冬氨酸激酶　2.二氢吡啶–2，6–二羧酸合成酶　3.高丝氨酸脱氢酶　4.琥珀酰高丝氨酸合成酶　5.高丝氨酸激酶　6.苏氨酸脱氢酶

2. 黄色短杆菌生物合成赖氨酸调节机制的改造

赖氨酸是细胞合成蛋白质的原材料，是中间代谢产物，在正常的细胞中不能过量积累。要使细胞过量积累赖氨酸就必须根据菌种的代谢特征，人为地改变菌种的代谢调节机制，使它能够积累赖氨酸。根据上述黄色短杆菌生物合成赖氨酸的调节机制，可以筛选高丝氨酸营养缺陷型突变株（因基因突变不能合成高丝氨酸，需从外部加入高丝氨酸才能正常生长），截断向高丝氨酸方向的代谢，如果在培养基中加入高丝氨酸（或苏氨酸＋甲硫氨酸），使代谢流转向赖氨酸方向进行；只要控制培养基中高丝氨酸（或苏氨酸＋甲硫氨酸）较低的浓度，同时使苏氨酸的浓度不足以和赖氨酸协同反馈抑制天冬氨酸激酶的活性，从而可不断积累赖氨酸。但是，这种方式在实际生产中由于原料成分难控制，生产不稳定。如果通过遗传性地解除赖氨酸和苏氨酸对天冬氨酸激酶协同反馈抑制，选育抗赖氨酸结构类似物[如AEC（*S*–（2–氨基乙基）–L–半胱氨酸）等]和抗苏氨酸结构类似物[如AHV（α–氨基–β–羟基戊酸）等]的突变株，可遗传性地解除赖氨酸和苏氨酸的协同反馈抑制，这种特性的菌株可以积累大量的赖氨酸（图8–19）。

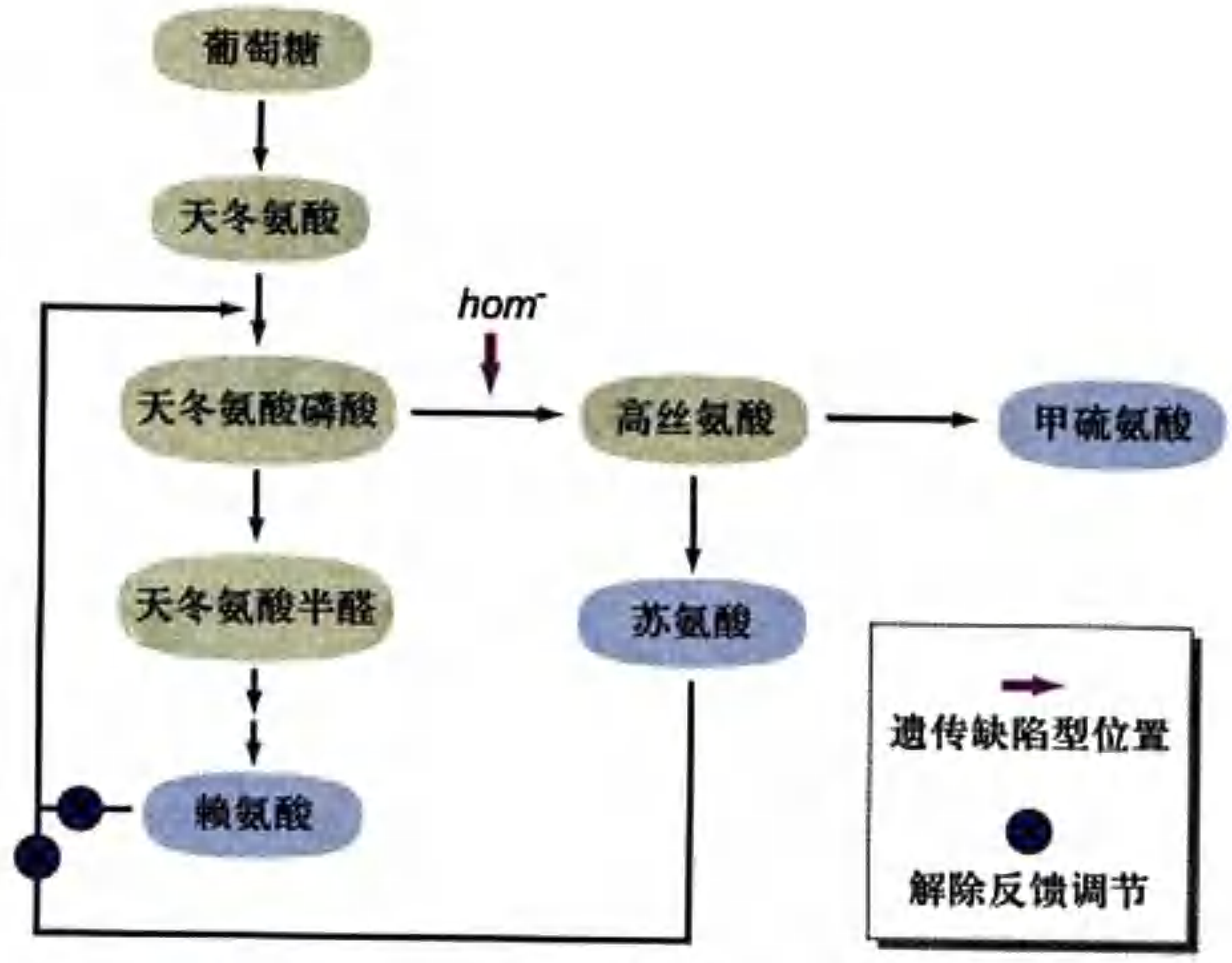


图8–19 黄色短杆菌高产赖氨酸的遗传标记

三、发酵工艺

1. 发酵工艺的操作类型和主要步骤

（1）发酵工艺操作类型

发酵工艺就是发酵产品的生产过程，根据操作方式可分为3种类型。

① 分批发酵（间歇发酵） 全部物料一次性投入发酵罐，经过一定时间操作后把所有发酵液全部取出的操作方式。

② 补料分批发酵 发酵开始时先加入一定量的培养基，发酵到一定阶段，根据需要添加碳源、氮源等营养物质，直到发酵液体积达到发酵罐最大生产能力后全部放出发酵液。

③ 连续发酵 在发酵过程中，连续地流加新鲜培养基，同时以相同的流量取出发酵液，保证微生物在一个稳定的环境下生长。

（2）发酵过程的主要步骤

现代发酵生产中主要采取分批发酵（或补料分批发酵），都经过接种→微生物的生长繁殖和代谢→菌体的衰老等一系列过程以完成发酵。如图8–20所示，发酵过程主要由以下部分组成：① 培养基的配制和灭菌（图中3，4处）。② 发酵种子培养（图中1，2，5处）。③ 制备无菌空气（图中7处）。④ 在发酵罐中完成发酵（图中6处）。⑤ 发酵产物的提取和精制（图中8处）。

2. 发酵工艺控制

发酵产品生产能力的高低是由生产用菌种决定的，但生产菌性能的表达要依赖于它所处环境条件。发酵工艺控制，就是在研究菌种的生长发育和代谢规律基础上，确定并控制其所需的培养条件，主要包括：培养基的组成、最适生长代谢温度、pH、需

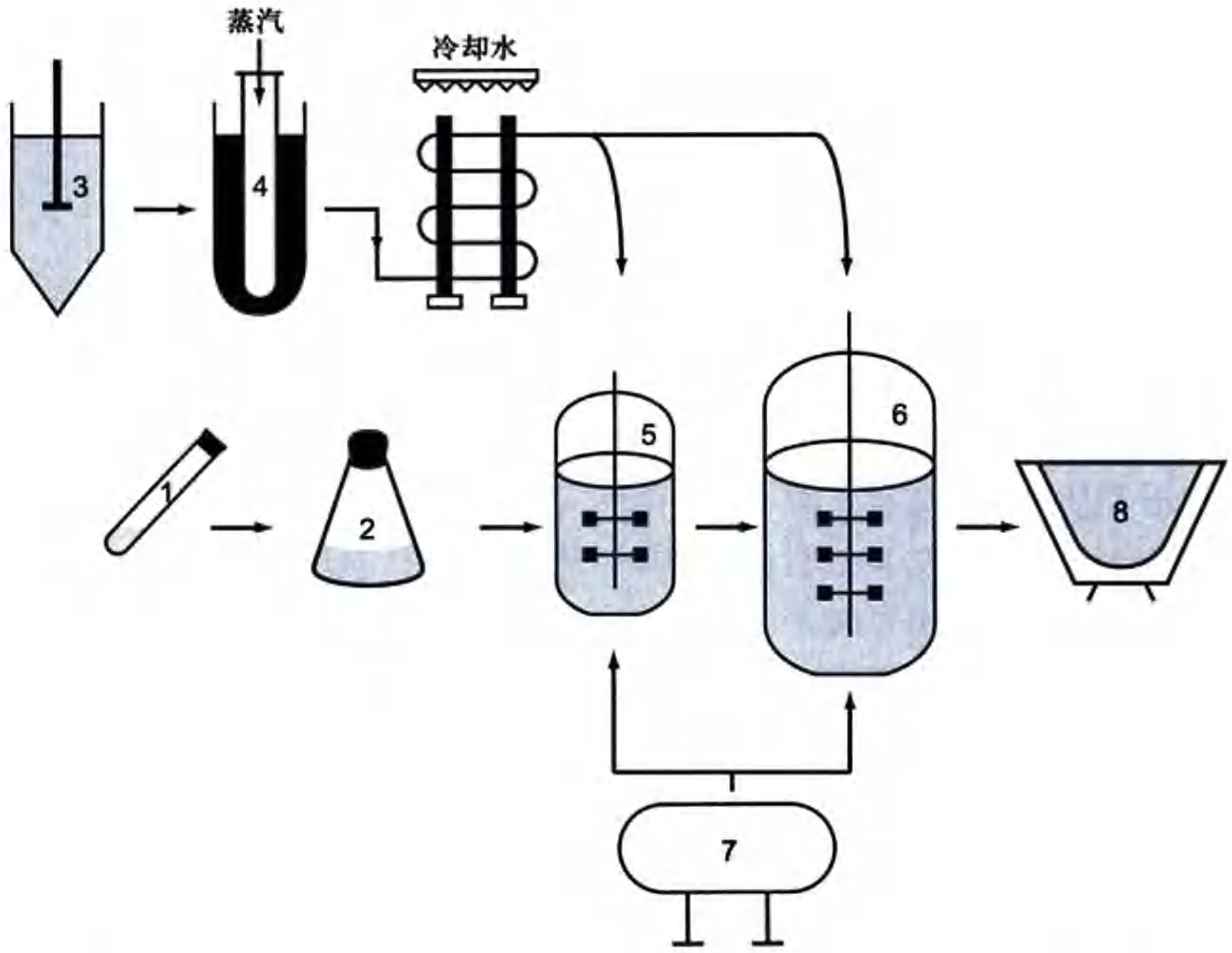


图8-20 分批发酵过程示意图 1.试管斜面 2.三角瓶种子 3.配料罐 4.培养基灭菌和冷却系统 5.种子罐 6.发酵罐 7.无菌空气制备系统 8.产品分离和精制装置

氧量及特殊的生长因子等。对菌种性能的了解是发酵工艺控制的基础，在此基础上，结合化学工程和自动控制技术对参数进行检测和调控，以满足菌种生长和代谢的要求，发挥其最大生产能力。

（1）温度对发酵的影响及控制

引起发酵过程中温度变化的原因，是发酵过程所发生的热量变化，统称发酵热。发酵热主要包括：生物热、搅拌热、蒸发热和辐射热等。

$$Q_{发酵}=Q_{生物}+Q_{搅拌}-Q_{蒸发}-Q_{辐射}$$

① 生物热　生物体在生长繁殖过程中所散发出来的热叫生物热。微生物利用培养基中的糖、脂肪、蛋白质等生成 CO_2、水和其他物质时，产生的能量，部分用来生成高能化合物供微生物代谢活动需要，部分用来合成产物，其余的以热的形式散发到体外。

生物热的产生有强烈的时间性：发酵初期菌体少，呼吸弱，产热少；对数期菌体繁殖快，菌体增多，呼吸强烈，产热多；发酵后期菌体基本停止繁殖，主要靠菌体内酶的作用，产热越来越少。不同的菌株在不同的底物上生长，产热也不同。发酵过程中，需根据生物产热特点确定合适的工艺条件。

② 搅拌热　因搅拌操作而造成液体之间、液体与搅拌器等设备之间的摩擦而产生的热量，即搅拌热。搅拌热与搅拌轴功率成正比。

③ 蒸发热　通气时引起发酵液水分的蒸发，被空气和蒸发水分带走的热量叫蒸发热。

④ 辐射热　因发酵罐温度高于环境温度而辐射到环境的热量叫辐射热。其大小决定于罐内、外温度差。

温度对微生物生长的影响表现在两方面，一是温度升高可增加微生物生长繁殖速

度，缩短生长周期；另一方面，由于温度升高，导致微生物酶变性而杀死微生物。

温度对发酵的影响表现在好几个方面：温度影响培养基的物理性质，如温度会影响氧或其他底物的溶解度和传递速率等。温度也影响微生物的代谢方向，例如：生产四环素的金色链霉菌同时能产生金霉素，当温度低于 30℃时，产金霉素能力较强，随着温度的提高，合成四环素的能力提高，到达 35℃时，则只产四环素，而金霉素的合成几乎停止。

温度是微生物发酵最重要的条件之一，最适温度是指在该温度下最适于菌的生长或发酵产物的生成。它是一个相对概念，不同的菌种不同的培养基，最适温度不同。在同一发酵过程中，微生物最适生长温度和发酵产物合成的最适温度也可能不同。例如，青霉素产生菌的最适生长温度是 30℃，而最适于青霉素合成分泌的温度是 20℃。在发酵过程中，根据发酵的不同阶段的不同要求，控制不同的温度。

（2）pH 对发酵的影响及控制

① pH 对发酵的影响　发酵过程的 pH 是微生物在一定环境下生命代谢活动的综合指标，它是一项极其重要的发酵参数。pH 对发酵的影响表现在：影响细胞膜上的电荷，从而影响某些离子的渗透性，最终影响代谢；pH 的改变会改变酶的活性，不同的酶具有不同的最适 pH；影响营养物质和中间代谢物的解离，从而影响对其吸收。

发酵过程中 pH 的变化决定于微生物的种类、基础培养基的组成和发酵条件等因素。在菌体代谢过程中自身有造成其生长最适 pH 的能力。外界条件发生较大变化时，pH 将会不断波动。

② 引起发酵过程中 pH 下降的因素　凡是导致酸性物质生成（如有机酸）、碱性物质消耗（如 NH_4^+ 被利用）都会引起发酵液的 pH 下降。发酵过程中下列情况常引起 pH 的下降：C/N 比不适当，C 过多，特别是葡萄糖过量或中间补糖过多；通风不足导致有机酸积累；消泡油加量太多；生理酸性物质存在或目的产物呈酸性。

③ 引起发酵过程中 pH 上升的因素　凡是造成碱性物质的释放（氮源释放出 NH_4^+）或酸性物质被利用都引起 pH 的上升。发酵过程中下列情况常引起 pH 的上升：C/N 不当，N 过多，产生氨基氮多；中间补加碱性物质（如氨水、尿素）过多；生理碱性物质存在或目的产物呈碱性。

④ pH 的控制　最适 pH 选择的一般原则为：初期阶段的 pH 要满足微生物有较大比生长速率；在一定菌体浓度的基础上，pH 应有利于代谢产物的形成。

发酵过程中，对 pH 的调控，首先考虑基础培养基维持发酵过程中 pH 的需要（可加磷酸盐缓冲液等），发酵过程需调 pH，可通过补料等手段完成；当采用生理酸性物质作氮源时，由于 NH_4^+ 被利用，余下的酸根引起 pH 下降，在培养基中加入碳酸钙可上调 pH；补加氨水或尿素，一方面补充氮源，另外又可上调 pH；流加葡萄糖等碳源则可下调 pH；必要时直接加酸或碱来调节。

（3）CO_2 对发酵的影响

CO_2 是微生物的代谢产物，在发酵液中 CO_2 的大量积累，会给发酵带来一定的影响。CO_2 对微生物的生长有直接影响。当排气中 CO_2 浓度较高时，微生物的糖代谢和呼吸作用会明显下降。高浓度 CO_2 会对某些代谢产物的合成也产生影响；如在紫苏霉素生产中，以含的 1% CO_2 空气通入发酵罐，结果发现微生物对基质的代谢极慢，代谢物比正常低 33%；而精氨酸生产需要一定浓度 CO_2 才能得到最大产量。

增加搅拌可减低发酵液中的 CO_2 浓度。增加通气量可增加溶氧，同时排出发酵液中的 CO_2。

（4）溶解氧对发酵的影响

溶解氧的大小是发酵控制的一个重要指标。氧是难溶气体，微生物只能利用溶解状态的氧，一般情况下在发酵中要求不断通无菌空气和搅拌才能满足微生物对氧的需求。

思考题

1. 你怎样理解生物技术的定义？
2. 生物技术的发展有哪几件标志性事件？
3. 简述三大类生物材料的主要特征。
4. 什么是仿生学？
5. 仿生学研究中有哪几种必不可少的模型？
6. 举例说明你所知道的仿生学在工程技术中的应用。
7. 分析生物传感器特点，以及与别种传感器的关联。
8. 以葡萄糖传感器为例分析酶传感器的特点。
9. 试述免疫传感器和 DNA 生物传感器的工作原理。
10. 比较几种生物能源，你认为哪种更有优势？
11. 分析海洋生物资源的重要性。
12. 简述海洋生物工程的几个重要领域。
13. 什么是发酵工程？
14. 分析现代和近代发酵工程的主要特征。
15. 举例说明代谢调控在发酵中的应用。
16. 举例说明发酵工艺的操作和控制对发酵效果会带来什么样的影响。

推荐阅读材料

李荣秀，杨金菊．分子仿生学及其应用 [M]. 北京：化学工业出版社，2003.

张树政，等．工业微生物学成就 [M]. 北京：科学出版社，1998.

彭承琳．生物医学传感器原理及应用 [M]. 北京：高等教育出版社，2000.

崔福斋，冯庆玲．生物材料学 [M]. 北京：科学出版社，1997.

王长海，徐世艾，郑秋生．海洋生物技术研究进展 [M]. 北京：化学工业出版社，2005.

第九章　生物技术的发展和生命伦理学

第一节　什么是生命伦理学

一、生命伦理学的学科界定

伦理指人与人之间相互关系的基本道德和原则。伦理学是研究人们的道德思想、道德行为、道德规范的学问，也称道德哲学。生命伦理学（bioethics）是一门新兴学科。它主要研究生命科学、生物技术以及医疗保健提出的伦理道德问题，包括道德见解、决定、行为、政策等诸多方面；并加以规范，使人们有所遵循。因此，生命伦理学既与自然科学技术密切相关，又与人文社会科学密切相关，是两者交叉、汇合的边缘学科，也是沟通两者之间的重要纽带或桥梁。不仅如此，由于生命伦理学所关注的生老病死中人的尊严和权利问题，既是人类共同的问题，又不能不受到国家、民族或团体的传统和价值观的影响，也就是文化的影响。因此，它又是多样的、跨文化的。

9-1　生命伦理学在各国

二、生命伦理学的兴起

1992 年，在美国西雅图举行庆祝生命伦理学诞生 30 周年的活动。推算起来，生命伦理学兴起至今，才短短 40 余年。

随着医疗技术的发展，陆续触及一些伦理问题。例如，1954 年，第一例肾移植成功施行；1967 年，实施首例心脏移植手术；1978 年，人类历史上第一个试管婴儿诞生。于是，移植器官从何而来，能不能商业化；如何看待生物学父母和社会学父母，怎样建立精子库、卵子库等等问题逐渐提出。又如，1968 年，哈佛大学医学院提出了“脑死亡”的 4 条标准。20 世纪 70 年代，美国接连发生了几件是否可以撤除生命维持系统的案件，如著名的昆兰（Karen Ann Quinlan）案件，引起广泛关注。同样也引发了诸多尖锐而敏感的伦理困惑。比如，人有没有自主选择死亡方式的权利，“安乐死”究竟是人道还是犯罪等等。图 9-1 示对安乐死问题的一次网上调查结果。

值得注意的是，实际情况要比百分数所显示的复杂得多。所以，在 40 余年时间里，生命伦理学在世界各国陆续得到不同程度的关注和发展。

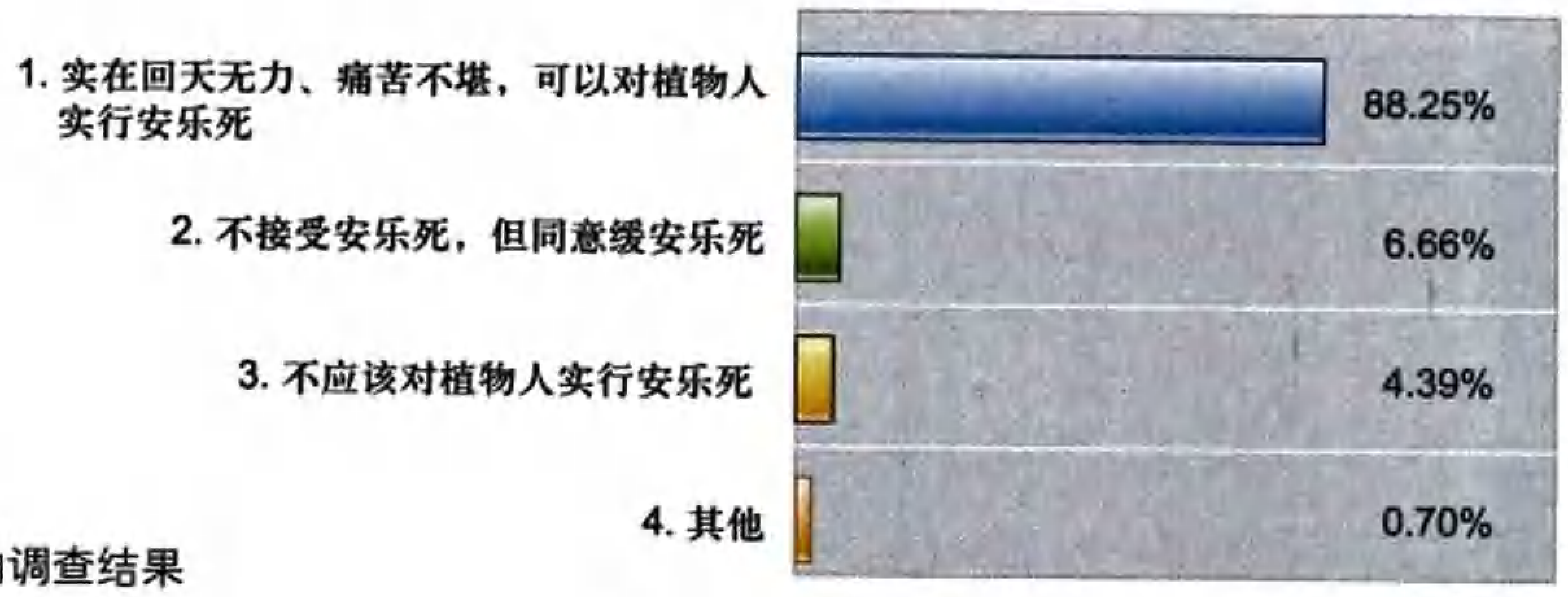


图9-1　搜狐网上一次有关安乐死的调查结果

· 典型事例 ·

科学家的社会责任感

20 世纪 70 年代初，基因重组技术取得成功。作为开拓者之一，美国斯坦福大学的伯格（P. Berg）教授在喜悦的同时也不无忧虑：万一重组出危害人类生存的生物，如对抗抗生素的细菌之类怎么办？从技术上讲，这是完全可能的。为此，他不仅自己主动暂停实验，并且建议同行也这样做，召开一次国际会议讨论如何规范基因重组实验，以确保安全。经多方努力，伯格建议的国际会议终于在 1975 年召开。

这是生命科学家首次主动暂停极有前景的科学实验，首次通过国际协作主动约束自己的前沿研究。它清楚而有力地表明，生命科学的发展内在地需要伦理规范。

当伯格建议暂停基因重组实验时，有的科学家表示："对于科学家来说，研究自由比社会责任感更珍贵，如果必须进行选择，那么我会宁愿保留研究自由"，指责伯格的建议"剥夺了科学家作出最后判断的自由"。然而，更多并且越来越多的科学家，认同并赞赏伯格的行动，认为，科学家应该高度重视自己所担负的社会责任。

第二节　生命伦理学的实质和基本原则

一、生命伦理学的核心精神

从社会人文角度来看，那些争议纷纷的生命伦理热门话题，有一个极为重要、极鲜明的共同点：都关涉人的权利和尊严。这里透露出当今文化思潮和社会进步的一个不可阻挡的趋势：人的价值上升。长期以来，人们曾普遍相信，科学技术的发展和应用会给人类带来富裕、健康、幸福。然而，两次世界大战爆发，特别是二战中德国法西斯借口"优生学"、"种族卫生"等，残酷杀害 600 万犹太人和众多吉卜赛人、残疾人的罪行，以及日本军国主义在我国研制生化武器、实施细菌战的罪行，还有原子弹的爆炸、战后的环境公害事件等，使人们不能不省悟到科学技术也可能有负面效应，要扬利抑弊，才能使科学技术更好地为人类造福。

长期以来，人们也曾天真地以为，随着经济的增长和物质财富的增加，人类将普遍过上幸福自由的生活。可是，现实提醒人们，存在着人被异化为“单向度的人”，成为物质的奴隶、机器的工具的可能性。这样，人的权利何在？尊严何在？尤其是多数弱势人群，更难以得到公正和尊严。于是，人的意识再一次觉醒，并被推到首要位置。正如联合国教科文组织《世界人类基因组与人权宣言》庄严指出：人类基因组研究“应充分尊重人的尊严、自由与人权，并禁止基于遗传特征的一切形式的歧视”。

所以说，生命伦理学从本质上说是对人的权利和尊严的价值关怀。离开了为人类造福的根本宗旨，离开了人文关怀的主线，不可能把握生命伦理之真谛。

二、生命伦理学的基本原则

伦理学要规范人们的行为，什么是应当做的，什么是不应当做的，必须依据一定的原则。原则是规范的指导，没有共同认可的原则，就无法制定规范，评估规范，更谈不上遵守规范。同样，生命伦理学的框架也是由如下所述的几项基本原则所支撑起来的。

1. 行善原则（the principle of beneficence）

行善原则又称有益或有利原则，我国台湾学者译为仁爱原则。行善，主要指生命科技要为人类造福，增进人类的健康，增长人类的寿命，总之要有利于人。具体而言，行善要直接或间接地对生命或患者施以有利的德行，以促进他人必需而且重要之利益，并尽可能避免、减少伤害和风险，如认真的治疗，细心的护理，必要的援助等。

2. 自主原则（the principle of autonomy）

自主原则主要指尊重患者与受试者的人格和尊严，即尊重他们的自主决定的权利。与此紧密相关的是知情权——参与生物医学检测或试验的个人，有知情同意或选择的自主权；不能欺骗、强迫或利诱他们。自主原则强调患者和受试者的主体地位和权利，认为施予他们的任何措施和行为，都应作真实全面的说明，由他们自主做出决定，并通过一定手续（如在知情同意书上签名，图 9-2）。一旦做出决定，原则上必须尊重。对于大多数正常的成年人，自主权由本人行使；对于缺乏自主能力的人（如儿童、痴呆症患者等），其自主权受监护人的协助和保护。

3. 不伤害原则（the principle of non-maleficence）

也可称为避害原则。不伤害，主要指任何治疗和试验都要尽量避免对患者和受试者造成伤害。一旦造成伤害就要停止；当科学研究与受试者利益发生冲突时，应以受试者的利益为重。但在实际的医疗活动和科学试验中，又难以完全避免造成这样或那样的伤害，因而又涉及“风险评估”问题。就是说，要努力防止和避免风险，特别是大的风险，在无法避免的情况下，则“两权相重取其轻”。

4. 公正原则（the principle of justice）

公正主要指生命伦理要遵循人类社会的正义、公平的信念，包括资源分配、利益分享和风险承担 3 个层面，都要努力实现公平公正，而不能只向少数人或利益集团倾斜。公正有所谓“形式公正”和“实质公正”。形式公正就是对同等者给以同等对待，对不同者给以不同等对待。如果对于同等者给以不同等对待，或者对于不同等者给以同等对待，均为不公正。实质公正则要考虑对象的需要、贡献、成就等因素。公正原则往往还强调对弱者和弱势群体的保护。

治疗知情同意书

谈话时间: 谈话地点: 谈话医师:
患者(受托人)姓名: 受托人与患者关系:
谈话记录:

1. 患者姓名______性别_____年龄____科室____床号____住院号_____

2. 病情诊断:

①

②

③

3. 拟施治疗方案: 压力____ATA，吸氧时间：____分钟，每日__次。

因不同患者情况不一,治疗中本人和/或他人出现意外情况,或有急诊患者抢救时,上述治疗方案可能需做适当的调整。

4. 治疗中可能出现的主要并发症和意外情况(相应☐中打P)：

☐1. 中耳和副鼻窦气压伤

☐2. 由于个体差异引起的氧过敏、氧中毒、减压病

☐3. 昏迷患者呼吸不正当引起肺气压伤;昏迷患者呕吐引起呼吸道误吸

☐4. 新近手术的患者出现切口部位皮下气肿

☐5. 颅底骨折和较大范围脑梗塞患者出现脑出血

☐6. 由于血压波动，出现脑出血和脑梗塞

☐7. 呼吸、心跳骤停

其他

以上情况可能很轻微，也可能很严重，甚至导致残疾或死亡。

5. 治疗中遵守如下规定：

严禁携带火柴、打火机等各类火种，手机、电动玩具等各类带电物品，火药、有机溶剂等各类易燃、易爆物品，不得穿着未经防火和防静电处理的化纤织品。

治疗过程,吸氧位置、治疗时间、何种体位须服从医务人员的安排,如有不服从医务人员安排,影响本人及其他患者治疗或影响治疗工作正常进行的情况发生,当班人员有权暂停患者治疗。

高压氧治疗是综合治疗,经常同时合并其他药物。治疗期间，请勿自行调整药物，如有调整，须告知医务人员，以免影响疗效和引起危险。

6. 患方意见：经医师告知，我已经了解上述情况并表示理解，由于病情需要，我同意接受高压氧治疗，并承担相应的风险。

上述谈话记录,如与事实无误，请患者(受托人)阅后签名，本谈话记录经医患双方签名后生效，由院方保存(病家可复印存根)。

患者本人(或受托人)签名____________ 年 月 日

经治医师签名____________ 年 月 日

上级医师签名____________ 年 月 日

图9-2 知情权是自主原则的重要组成

这 4 条原则是相互联系，有机统一的，不能机械理解和对待。如发生矛盾时，比如患者自主的选择却可能对其健康带来伤害，要结合具体情况，把 4 条原则联系起来综合考虑，权衡利弊得失，择其善者而从之。

第三节 生命伦理学的研究内容

一、生命伦理学研究的若干热点问题

生命伦理学是一门年轻的学科，是与生命科学、医学和社会学等多学科密切相关的边缘交叉学科。经过几十年发展，生命伦理学大致形成5个密切相关、相辅相成的分支：理论生命伦理学、临床生命伦理学、研究生命伦理学、政策和法制生命伦理学以及文化生命伦理学。

但是，影响巨大，并为社会大众热切关心的是，生命伦理学中有着激烈争论的，随着生物技术的发展和应用而出现的若干热点问题。例如，20世纪70年代初，基因重组技术获得成功。1990年，人类基因组计划启动。1996年，克隆羊“多莉”问世。1998年，人胚胎干细胞研究取得突破性进展。这些重大成就，都引发了诸多伦理难题，乃至激烈的冲突。

还有，如何保护基因隐私，避免基因歧视，能不能克隆人，该如何对待胚胎和胚胎研究等等，也广受人们关注。转基因食品和药物能否通行无阻？如何正确实行辅助生殖？如何对待干细胞研究？能否研究人的克隆？允不允许“安乐死”？等等。

9-2 生命伦理方面的热点问题

二、生命伦理学研究中的文化差异和利益冲突

纵观上述问题和争议，人们自然会问：都讲生命伦理，都讲尊重人的权利和尊严，为什么会出现那么多问题和争议呢？原因多种多样，错综复杂，但有两条相当重要，就是文化差异和利益冲突。

1. 文化差异

文化传统是不可漠视的巨大力量，这种力量主要通过文化传统的凝聚力和认同感表现出来。人人都生活在一定的文化环境中，受文化的熏陶和塑造。人们受自己的文化传统的日积月累的潜移默化，会自然而然地形成一种定势（也有人戏称为“文化基因”），产生亲切感和认同感，从而具有极大的凝聚力和权威性。

2. 利益冲突

利益冲突的作用也许更为明显和直接。不同的利益往往决定不同的伦理立场。这种利益不仅指物质的，还有精神的；不仅指经济的，也有政治的。基于不同的既得利益，或对利益的不同判断,人们对同一件事会有不同的伦理评价和行为。生命伦理也是这样。

从文化差异和利益冲突的视角，将加深对生命伦理的理解。我们希望，在文化差异和利益冲突中基于生命伦理的原则，能逐步达成更多的共识。

三、努力学习和推动生命伦理学

9-3 生命伦理学发展与学术自由

生命科学和生物技术的发展，内在地需要生命伦理约束和监督。我们应该以积极的姿态，努力学习和推动生命伦理学，尤其要注意以下几点：

① 生命伦理工作者需要努力学习有关知识，适应科技的发展　尤其要向科学学习，向科学家学习。不懂科学，空谈伦理，无济于事，害人害己。

② 与科学家、法学家密切合作　这样不仅可以充分吸收科学家和法学家的知识和

智慧，使生命伦理更好地适应和促进科学的发展，而且可以在条件许可的情况下，将伦理观念化为法律和法规，同时发挥行政和舆论的力量。

③ 加强与公众的沟通，听取公众的意见　随着健康和生命价值的上升，以及自主意识的增强，公众对生命伦理问题更加敏感，更加关注。没有公众的理解、支持和参与，生命伦理难以发挥作用。

④ 建立和健全伦理审查委员会　生命伦理审查委员会，包括医院伦理委员会、生命科学研究机构及各级国家机构的伦理委员会，是生命伦理学建制化和体制化的重要表现，也是生命伦理发挥作用的组织保证。伦理委员会必须结构合理和规范，具有代表性、公正性和权威性，有职有权。

上述 4 点，对于建立科学技术与伦理道德良性互动的机制，是不可或缺的。

思考题

1. 什么是生命伦理学？
2. 生命伦理学有哪些核心精神和基本原则？
3. 举例说明生命伦理学几个热点问题以及你自己对这些问题的看法。
4. 你认为应如何推动生命伦理学的研究和应用？

推荐阅读材料

沈铭贤 . 生命伦理学 [M]. 北京：高等教育出版社，2003.
邱仁宗 . 生命伦理学 [M]. 上海：上海人民出版社，1987.
刘学礼 . 生命科学的伦理困惑 [M]. 上海：上海科技出版社，2001.

索 引

R

S

T



ISBN 978-7-04-020077-5

9 787040 200775 >

定价 39.50 元